ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 89

3

МАРТ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

65УДК 581.3

© И. И. Шамров

СТРУКТУРНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СЕМЯЗАЧАТКА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ: ХАЛАЗА, ФУНИКУЛУС, ОБТУРАТОР

I. I. SHAMROV. STRUCTURAL DIFFERENTIATION OF THE OVULE IN FLOWERING PLANTS: CHALAZA, FUNICULUS, OBTURATOR

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu

Поступила 15.09.2003

На основе разработанных принципов типизации проведена ревизия существующих классификаций и предложены оригинальные классификации типов семязачатка по развитию и строению его отдельных структур: халаза — пахихалазальный (типовая, ювенильная и матурная вариации), мезохалазальный, перихалазальный и лептохалазальный типы; фуникулус — фуникулярный, сессильный и афуникулярный типы. В зависимости от происхождения и положения выделено 2 основных типа обтуратора: овулярный (фуникулярный, интегументальный и нуцеллярный) и овариумный (париетальный, плацентарный и септальный). Эволюционные трансформации халазы, фуникулуса и обтуратора осуществлялись совместно с другими сопряженно развивающимися структурами в рамках общих направлений эволюции плодолистика и семязачатка в целом и происходили разными путями, обусловливая в конечном счете специфику опыления, диссеминации и прорастания у разных цветковых растений.

Ключевые слова: халаза, фуникулус, обтуратор, происхождение, дифференциация, строение, функции, направления эволюции.

Проведение фундаментальных исследований по генезису семязачатка и его структур является важным для разработки многих проблем теоретической ботаники. Семязачаток цветковых растений состоит из нуцеллуса (= мегаспорангия), интегументов, халазы и фуникулуса. Считается, что основную функцию воспроизведения выполняет нуцеллус (в нем происходит мегаспорогенез, формируются зародышевый мешок (= мегагаметофит), а затем зародыш и эндосперм), а остальные структуры семязачатка способствуют осуществлению этой функции. Видимо, поэтому другим структурам семязачатка, особенно халазе и фуникулусу, не всегда уделяли должное внимание в исследованиях.

Ранее на основании литературных и собственных данных нами была предложена система принципов организации и типизации семязачатка цветковых растений (Шамров, 1999б), которые составили базис исследований по его развитию и строению у представителей различных семейств. Использование этих принципов позволило выявить закономерности морфогенеза, провести типизацию и оценить взаимосвязи, обусловливающие функционирование семязачатка как сложной интегрированной системы. Обсужден ряд спорных вопросов, касающихся происхождения, дифференциации, строения и направлений эволюции нуцеллуса (Шамров, 2002б), интегумента (Шамров, 2003). В настоящем исследовании будут рассмотрены различные аспекты развития и строения халазы, фуникулуса и обтуратора.

Халаза (греч. chalaza — узелок) — базальная область семязачатка, в которой объединяются в одну структуру основания нуцеллуса, интегументов и фуникулуса (Шамров, 1994б). Термин предложил G. Treviranus (1805).

Халаза не резко отграничена от других частей семязачатка. В качестве условной границы халазы можно рассматривать либо место окончания кутикулы (Netolitzky, 1926), либо уровень объединения эпидермальных слоев (Цингер, 1958). Полагаем, что в качестве одного из критериев можно использовать положение гипостазы в семязачатке (Шамров, 1994б, 1995).

Особенности развития и строения халазы варьируют в зависимости от морфологического типа семязачатка. Первая классификация типов халазы была предложена K. Periasamy (1962b), в основу которой положен следующий принцип типизации — степень развития структуры. Этот принцип базируется на двух критериях: 1) соотношении халазы с другими структурами семязачатка, 2) доли участия халазы в построении семенной кожуры. В соответствии с ними различают следующие типы халазы: 1) нормальная халаза — составляет сравнительно небольшую часть семязачатка и семени и принимает незначительное участие в построении семенной кожуры; 2) массивная халаза, или пахихалаза (по: Corner, 1976) — составляет основную часть семени и возникает за счет интеркалярного роста по всем направлениям после оплодотворения, образует бо́льшую часть семенной кожуры; 3) перихалаза (термин предложил Corner, 1949) — составляет значительную часть семени и образуется за счет интеркалярного роста в рафальной и антирафальной областях, составляет значительную часть семенной кожуры.

На основании анализа литературных и собственных данных по генезису и строению халазы нами предлагается несколько иная классификация типов халазы с выделением вариаций в типах. Считаем целесообразным расширить содержание первого критерия и ввести дополнительный критерий в принцип типизации, предложенный Periasamy. Таким образом, основу предлагаемой классификации (Шамров, 1994б, 1997а, 1999б; Shamrov, 1998, 2002) составляют 3 критерия: 1) положение в дифференцирующемся примордии семязачатка и относительные размеры халазы по сравнению с другими структурами сформированного семязачатка, 2) особенности халазной васкуляризации, 3) степень участия халазы в построении семенной кожуры. Выделяются 4 типа халазы: 1) *пахихалаза* (греч. pachys — массивный); 2) *мезохалаза* (греч. mesos — средний; термин предложен Шамровым, 1997а; синонимы: нормальная халаза — Periasamy, 1962b; типикохалаза — Шамров, 1994б; необширная (англ. unextended) халаза — Igersheim, Endress, 1998; Endress, Igersheim, 1999; Igersheim et al., 2001); 3) *перихалаза* (греч. pery — вокруг); 4) *лептохалаза* (греч. leptos — тонкий; термин предложен Шамровым, 1994б) (рис. 1, 2).

Пахихалаза обнаружена в семязачатках небольшого числа таксонов, занимающих различные уровни системы цветковых растений. Существует 2 точки зрения о том, на какой стадии развития семязачатка обнаруживается специфика пахихалазы (до оплодотворения или в процессе формирования семени). Анализ литературных и собственных данных свидетельствует о том, что мы имеем дело, вероятно, с тремя вариациями пахихалазы, которые проявляются только в семязачатке либо в развивающемся семени, либо пахихалаза начинает выявляться в семязачатке, а окончательно формируется после оплодотворения. Таким образом, на основании принципа пространственно-временно́й координации в развитии структур семязачатка можно различать 3 вариации пахихалазы: 1) типовая, 2) ювенильная (лат. juvenilius — молодой), 3) матурная (лат. maturus — зрелый) (рис. 1).

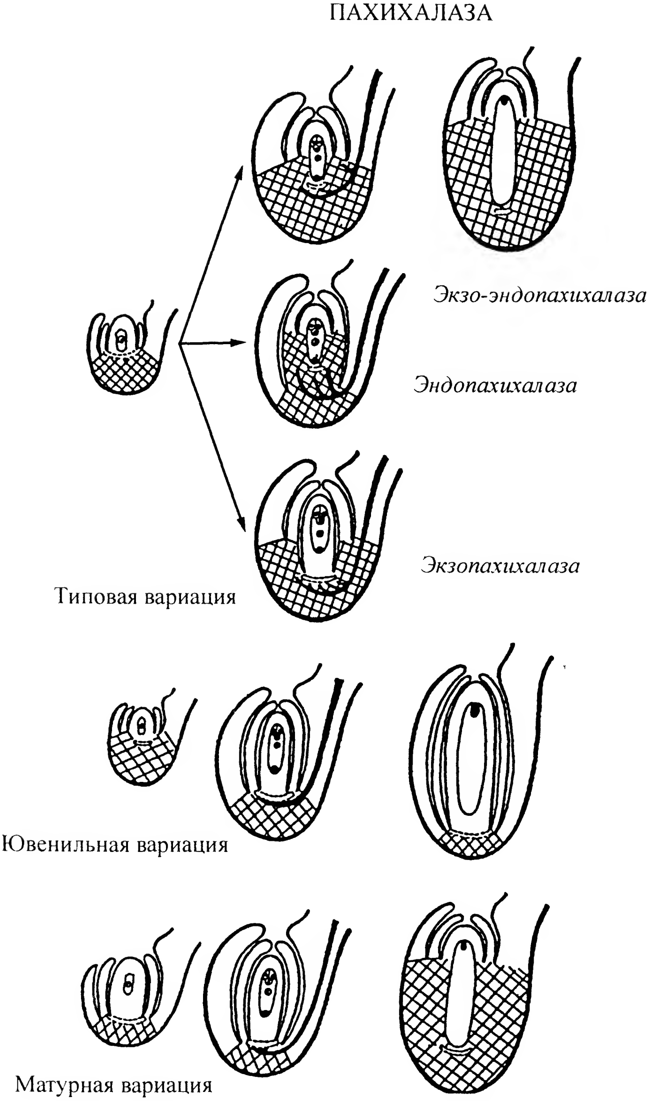


Рис. 1. Классификация типов семязачатков по развитию и строению халазы: пахихалаза и ее вариации.

В семязачатках с типовой вариацией пахихалазы заложение интегументов приурочено к самой апикальной части дифференцирующегося примордия семязачатка. Это приводит к тому, что халаза с самого начала занимает бóльшую часть семязачатка по сравнению с нуцеллусом и интегументами. При этом в образовании халазы принимают участие основания нуцеллуса и одного или обоих интегументов (в последнем случае мы имеем дело с экзо-эндопахихалазой; термин предложен нами — Shamrov, 2002) (рис. 1, 3. *1—4*). Окончательно пахихалаза формируется в зрелом семени (*Tropaeolaceae* — Tiwari et al., 1977; *Meliaceae* — Boesewinkel, 1981; *Rhizophoraceae* — Никитичева, Яковлев, 1985; *Cannaceae* — Grootjen, Bouman, 1988). Подобное можно предположить и для семейств *Apocynaceae* (Andersson, 1931), *Rubiaceae* (Fagerlind, 1937; Андронова, 1977, 1982), *Asclepiadaceae* (Кордюм,

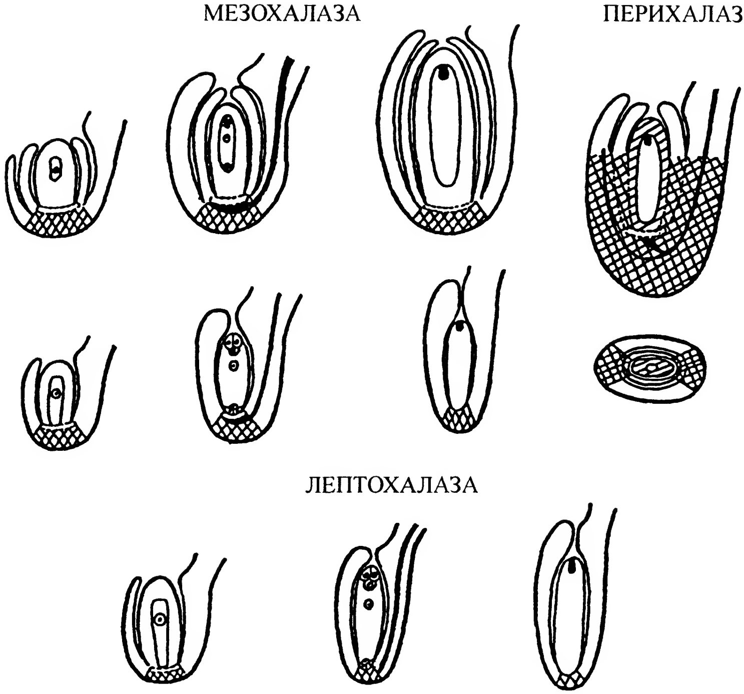


Рис. 2. Классификация типов семязачатков по развитию и строению халазы: мезо-, пери- и лептохалаза.

В случае мезохалазы верхний ряд относится к крассинуцеллятным семязачаткам, а нижний — к тенуинуцеллятным. Для перихалазы строение семязачатка показано как на продольном (верхний ряд), так и поперечном (нижний ряд) срезах.

1961; Наумова, 1987), *Theligoniaceae* (Солнцева, 1987). У представителей сем. *Rutaceae* (Boesewinkel, Bouman, 1978; Zavaleta-Mancera, Engleman, 1991) интегументальная и халазальная части семязачатка до оплодотворения примерно равны по величине, и массивность халазы увеличивается лишь в процессе развития семени. У одних таксонов (некоторые *Myristicaceae* — Van Heel, 1982; Corner, 1983; *Rhizophoraceae* — Никитичева, Яковлев, 1985) образование халазы происходит за счет объединения оснований нуцеллуса и внутреннего интегумента (эндопахихалаза; термин предложен Boesewinkel, Bouman, 1984) (рис. 3, *6—8*), у других (*Nelumbonaceae* — Батыгина и др., 1983; *Poaceae* — Воронова и др., 2002) — за счет оснований внутреннего и наружного интегументов (экзопахихалаза — термин предложен Шамровым, 1994б) (рис. 3, *5*). Необходимо отметить, что для представителей сем. *Nelumbonaceae* ранее (Sastri, 1969) был описан массивный рост халазы, на основании чего семязачаток был охарактеризован в дальнейшем как слабо пахихалазальный, так же как и у видов *Euryale, Victoria* (Igersheim, Endress, 1998). У видов *Canna* семязачаток характеризуется экзо-эндопахихалазой с тенденцией к увеличению массивности халазы в основании наружного интегумента (Grootjen, Bouman, 1988).

В семязачатках с ювенильной вариацией пахихалаза начинает развиваться как и в случае типовой вариации. Однако в дальнейшем еще до оплодотворения (*Ceratophyllaceae* — Шамров, 1997б) или сразу же после него (*Scheuchzeriaceae* — Никитичева, Проскурина, 1992) более массивной становится микропилярная часть семени и относительные размеры халазы уменьшаются (рис. 1, 3, *9, 10*). Такая специфика развития халазы была обнаружена у *Santalum album* (Шамров и др., 2001) и,

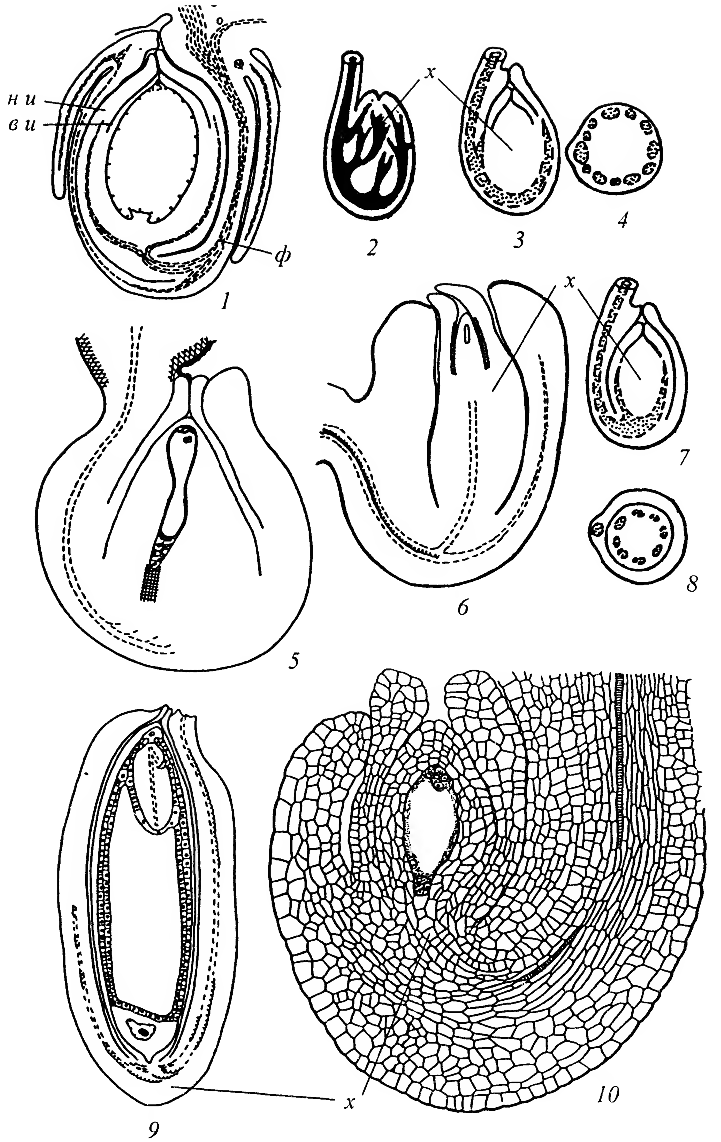


Рис. 3. Строение пахихалазальных семязачатков.

1—4 — экзо-эндопахихалазальные семязачатки: схемы (*2—4* — по: Boesewinkel, Bouman, 1984) и у *Myristica montana* (*1* — по: Маметьева, Камелина, 1981); *5* — экзопахихалазальный семязачаток у *Nelumbo nucifera* (по: Батыгина и др., 1983); *6—8* — эндопахихалазальные семязачатки: схемы (*7, 8* — по: Boesewinkel, Bouman, 1984) и у *Bruguiera sexangula* (*6* — по: Никитичева, Яковлев, 1985): *9, 10* — пахихалазальный семязачаток (ювенильная вариация) у *Scheuchzeria palustris* (по: Никитичева, Проскурина, 1992). *в и* — внутренний интегумент, *н и* — наружный интегумент, *ф* — фуникулус, *х* — халаза.

вероятно, присуща многим видам порядка *Santalales* с дифференцированными семязачатками (Fagerlind, 1946, 1947, 1948; Shamanna, 1954, 1955; Johri, Bhatnagar, 1960; Swamy, 1960; Agarwal, 1963a, b; Raj, 1970, 1972, и др.). Следует отметить, что у видов сем. *Ceratophyllaceae* семязачаток был описан как слабо пахихалазальный (Igersheim, Endress, 1998), поскольку, вероятно, его характеристика была дана не на ранних стадиях, а к моменту оплодотворения.

В случае матурной вариации массивность халазы создается после оплодотворения за счет интеркалярного роста ниже места прикрепления интегументов (некоторые *Myristicaceae* — Periasamy, 1962a; Nair, 1972; Van Heel, 1982; *Lauraceae* — Corner, 1976) (рис. 1).

В пахихалазальных семязачатках зародышевый мешок начинает развиваться в окружении тканей нуцеллуса, а возникающий затем зародыш продолжает свое развитие в окружении тканей халазы. Фуникулярный проводящий пучок, как правило, образует сеть постхалазальных пучков, часть из которых продолжается в интегументы (Werker, 1977; Маметьева, Камелина, 1981; Boesewinkel, Bouman, 1984; Endress, Igersheim, 1997; Igersheim, Endress, 1997) (рис. 1). В зрелом семени производные пахихалазы составляют основную часть семенной кожуры.

Мезохалаза обнаружена в семязачатках большинства цветковых растений. В семязачатках с мезохалазой положение интегумента, позволяющее судить о топографии нуцеллуса и халазы в дифференцирующемся примордии семязачатка, варьирует: в формирующихся тенуинуцеллятных семязачатках (*Bignoniaceae, Gentianaceae, Scrophulariaceae*) интегумент возникает почти в апикальной части примордия на уровне археспориальной клетки, тогда как в крассинуцеллятных семязачатках (*Grossulariaceae, Magnoliaceae, Nymphaeaceae*) — значительно ниже этого уровня. Однако всегда нуцеллус и интегумент (крассинуцеллятные семязачатки) или только интегумент (тенуинуцеллятные семязачатки) занимает бóльшую часть сформированного семязачатка и развивающегося семени (рис. 2, 4, *1*). В халазе, как правило, в форме воронки заканчиваются элементы ксилемы и флоэмы фуникулярного проводящего пучка (Boesewinkel, Bouman, 1984). Производные мезохалазы принимают незначительное участие в образовании семенной кожуры.

В случае *перихалазы* происходит однонаправленный рост халазы в области рафе и антирафе, в результате чего радиальная симметрия семязачатка и семени сменяется билатеральной симметрией (*Annonaceae, Monimiaceae* — Corner, 1949, 1976; Periasamy, Swamy, 1961; Mohana Rao, 1975; Van der Heiden, Bouman, 1988; Carwood, 1995; Svoma, 1998a, b; *Vitaceae* и некоторые *Lauraceae* — Periasamy, 1962a, b). Для семязачатков с перихалазой характерно ответвление постхалазального пучка в интегумент от фуникулярного проводящего пучка (Bouman, 1984) (рис. 2, 4, *3—6*). Однако такая особенность строения проводящей системы присуща и ряду таксонов с мезохалазой (*Campanulaceae, Cucurbitaceae, Paeoniaceae*). Хотя степень участия перихалазы в образовании семенной кожуры увеличивается по сравнению с мезохалазой (главным образом в области ребра семени), все же на большом своем протяжении семенная кожура формируется за счет клеток интегумента.

Лептохалаза характерна для тенуинуцеллятных семязачатков ряда таксонов верхнего уровня системы цветковых растений (*Begoniaceae, Gesneriaceae, Orchidaceae* и др.). Она представлена небольшой группой клеток (рис. 2, 4, *2*), разрушающихся в процессе развития семени. Производные лептохалазы практически не участвуют в построении семенной кожуры. Прокамбиальные клетки, обычно формирующиеся в фуникулусе, в халазе отсутствуют.

Первые стадии развития халазы изучены еще недостаточно. По нашим данным, слои, участвующие в образовании ее определенных областей, можно выявить на самых ранних стадиях развития семязачатка. В субэпидермальном слое семязачатка с мезохалазой под формирующимся интегументом (наружным интегументом в битегмальных семязачатках) происходят периклинальные деления клеток, за счет которых образуется наружная область халазы. В анатропных семязачатках (*Campanulaceae, Gentianaceae, Nymphaeaceae*) периклинальные деления обнаруживаются только с дорзальной стороны, а в ортотропных (*Barclayaceae* — Винтер, 1987) —

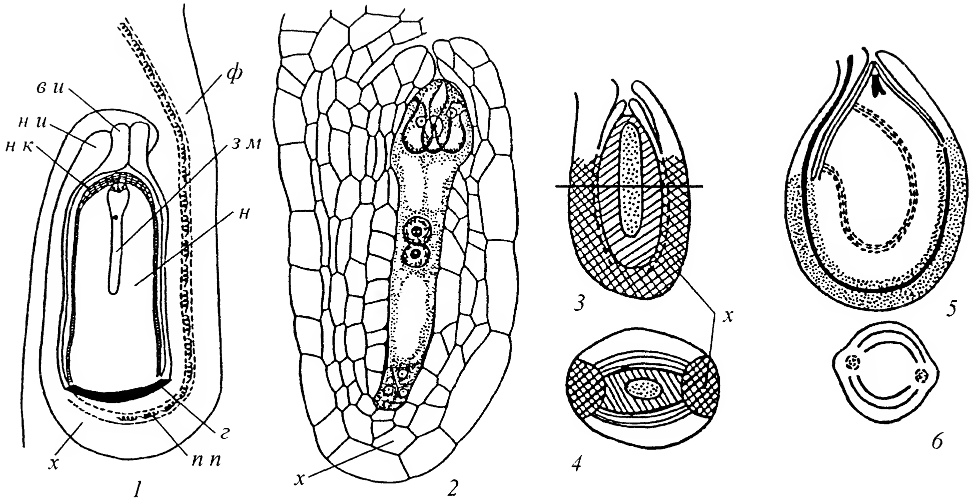


Рис. 4. Строение мезо-, лепто- и перихалазальных семязачатков.

1 — мезохалазальный семязачаток у *Nuphar lutea* (по: Винтер, Шамров, 1991а); *2* — лептохалазальный семязачаток у *Orobanche cumana* (по: Анисимова, 1983); *3—6* — перихалазальные семязачатки: схемы (*3, 4* — по: Periasamy, 1962b; *6* — по: Boesewinkel, Bouman, 1984) и *Cissus witiginea* (*5* — по: Periasamy, 1962а); *4, 6* — строение семязачатков на поперечных срезах. *г* — гипостаза, *з м* — зародышевый мешок, *н* — нуцеллус, *н к* — нуцеллярный колпачок, *п п* — проводящий пучок. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

с обеих сторон семязачатка. Клетки осевого ряда примордия семязачатка ниже формирующейся гипостазы трансформируются во внутреннюю область халазы, в которой дифференцируется проводящий пучок.

Положение в семязачатке, а также одна из характерных особенностей строения (в халазе обычно оканчивается проводящий пучок) позволяют предположить, что халаза является своеобразным «депо» для метаболитов, поступающих как из проводящего пучка, так и из смежных с халазой областей семязачатка. Другая ее функция — защитная — наиболее характерна для пахихалазальных семян, у которых семенная кожура образована преимущественно производными халазы.

Фуникулус (лат. funiculus — канатик) — структура, с помощью которой семязачаток прикрепляется к плаценте. В фуникулусе дифференцируется проводящая система, обеспечивающая поступление из завязи органических и минеральных веществ в ткани семязачатка и развивающегося семени (Шамров, 1994в). Термин был предложен С. Mirbel (1829). Синоним: семяножка.

Классификация семязачатков в зависимости от наличия или отсутствия семяножки была предложена И. А. Корчагиной (1969). Она выделила 2 типа семязачатков: семяножковый (в семязачатке имеется семяножка) и бессемяножковый, или сидячий (семязачаток практически лишен семяножки; имеет широкое основание, ткань которого непосредственно переходит в ткань плаценты, образуя плацентохалазу). Нами предлагается иная трактовка сидячих семязачатков. Поскольку в литературе, в том числе отечественной, наибольшее распространение получил термин «фуникулус», считаем необходимым включить его в название типов семязачатков. В зависимости от особенностей строения и степени развития фуникулуса семязачатки можно подразделить на 3 типа: *фуникулярные* (семязачаток с фуникулусом), *афуникулярные* (фуникулус как структура отсутствует) и *сессильные* (лат. sessilis — сидячий, или прикрепленный основанием к чему-либо; фуникулус морфологически не выражен и семязачаток прикрепляется к плаценте базальной частью рафе).

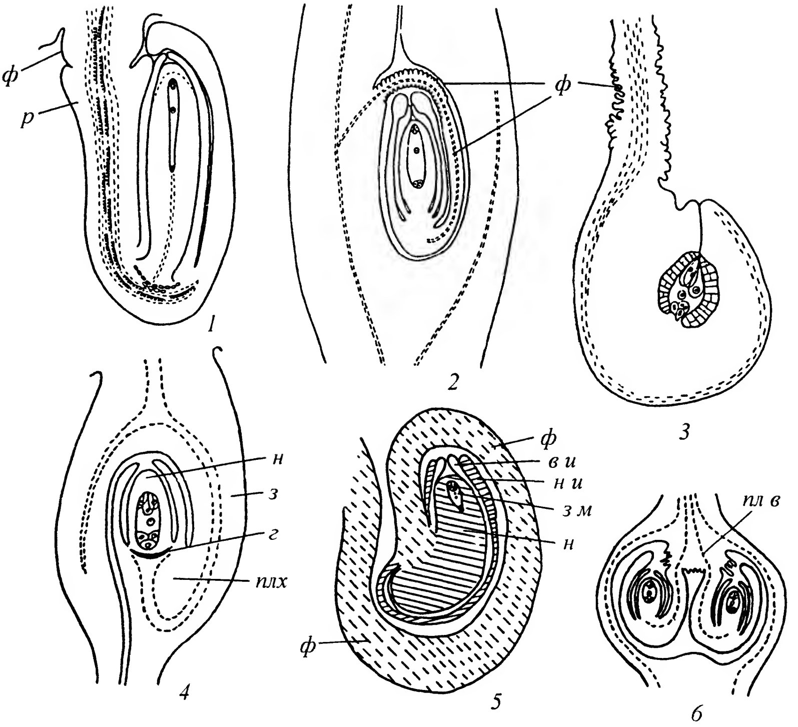


Рис. 5. Типы семязачатков по строению фуникулуса.

1 — анатропный семязачаток с расширенным в основании фуникулусом у *Elaeagnus argentea* (по: Камелина, Проскурина, 1987); *2* — гипертропный семязачаток с длинным закрученным фуникулусом у *Sparganium neglectum* (по: Савченко, Комар, 1965); *3* — анатропный семязачаток с длинным складчатым фуникулусом у *Centranthus ruber* (по: Камелина, Жукова, 1987); *4* — афуникулярный семязачаток с плацентохалазой у *Ceratophyllum demersum* (по: Шамров, 1997б); *5* — цирцинотропный семязачаток с многократно закрученным фуникулусом у *Opuntia elata* (по: Наумова, 1978); *6* — сессильные семязачатки на плацентарных выростах у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993а). *з* — завязь, *пл в* — плацентарный вырост, *плх* — плацентохалаза, *р* — рафе. Остальные обозначения те же, что и на рисунках 3 и 4.

В *фуникулярных* семязачатках (рис. 5, *1—3, 5*) фуникулус может быть длинным или коротким, прямым или изогнутым, закрученным или складчатым, что в значительной степени определяет морфологический тип семязачатка и его положение в завязи (Maheshwari, 1950; Корчагина, 1969, 1994; Савченко, 1973; Данилова, Кирпичников, 1985; Werker, 1997, и др.). Фуникулус хорошо выражен в семязачатках, занимающих боковое положение в завязи (например, в сем. *Nymphaeaceae* — Батыгина, 1981; Винтер, Шамров, 1991а, б; особенно у *Nuphar lutea*, семязачаток которой является гипертропным — Винтер, 1987; Винтер, Шамров, 1991а). Длинным фуникулусом часто обладают висячие семязачатки (*Amaranthaceae* — Kajale, 1937; *Brassicaceae* — Родионова, 1972; Беляева, Родионова, 1983; Шамров, 2002а). В цирцинотропных семязачатках длинный фуникулус сильно закручен (*Cactaceae* — Archibald, 1939; *Plumbaginaceae* — Коробова, 1983) (рис. 5, *5*).

В *сессильных* семязачатках (рис. 5, *6*), как правило обращенных (анатропных, кампилотропных и амфитропных), в процессе развития происходит полное конгенитальное срастание фуникулуса с интегументом и образуется рафе. В этом случае собственно фуникулус морфологически не выражен и семязачатки прикрепляются базальной частью рафе к сильно разросшемуся плацентарному выросту (*Campanulaceae, Juncaceae, Paeoniaceae*). У некоторых растений (*Cactaceae*) описано разветвление фуникулуса (Buxbaum, 1953; Kapil, Vasil, 1963), что, вероятно, является своеобразным плацентарным выростом, а не базальной ветвящейся частью фуникулуса.

В *афуникулярных* семязачатках (рис. 5, *4*) фуникулус редуцирован полностью, а плацента с халазой формируют единую структуру — плацентохалазу (*Poaceae* — Александров и др., 1944; Батыгина, 1974; Воронова и др., 2002; *Melanthesa rhamnoides* из сем. *Euphorbiaceae* — Singh, 1968; *Ceratophyllaceae* — Шамров, 1997б; *Santalum album* из сем. *Santalaceae* — Шамров и др., 2001).

На фуникулусе могут развиваться различного рода волоски. Из его тканей могут формироваться обтуратор и ариллус.

В процессе созревания между собственно семенем и фуникулусом (или рафе) и плацентой формируется отделительный слой и возникает в дальнейшем след, который называется *хилум*, или рубчик. Размер, форма (точковидный, линейный, овальный, округлый и т. д.) и цвет хилума варьируют у разных растений (Данилова, Кирпичников, 1985; Werker, 1997).

Обтуратор (лат. obturator — затычка, пробка) — ткань секреторного типа, представленная эпидермальными удлиненными клетками завязи или семязачатка, которые растут в направлении микропиле и часто закрывают вход в него (Шамров, 1994а). Термин предложил H. Baillon (1858), но описание обтуратора под названием «проводниковая ткань» было сделано ранее (Brongniart, 1827).

Классификация типов обтуратора была предложена М. И. Савченко (1973). В зависимости от того, на какой структуре дифференцируется обтуратор, она выделяет следующие типы обтураторов: фуникулярный, интегументальный, плацентарный и плодолистиковый. Т. Д. Веселова (1989, 1991) предложила различать еще нуцеллярный и септальный обтураторы. По нашему мнению, термин «плодолистиковый обтуратор» не совсем точно отражает происхождение обтуратора. Поскольку в этом случае обтуратор возникает из эпидермальных клеток стенки завязи, то его следует называть париетальным (лат. parietis — стенка). Анализ имеющихся данных позволил нам придти к заключению, что в зависимости от происхождения следует, вероятно, различать 2 основных типа обтураторов: 1) *овулярные* (лат. ovulum — семязачаток) — обтураторы, формирующиеся из клеток семязачатка; 2) *овариумные* (лат. ovarium — завязь) — формирующиеся из клеток завязи. В зависимости от положения обтураторов в семязачатке или завязи выделяются вариации: в овулярном типе — интегументальный, фуникулярный и нуцеллярный, в овариумном типе — плацентарный, париетальный и септальный обтураторы (рис. 6, *1—6*). Существуют также обтураторы промежуточного, овулярно-овариумного типа, которые формируются из клеток как семязачатка, так и завязи (рис. 6, *4, 6*) (Шамров, 1994а, 1999б).

Из *овулярных* обтураторов наиболее распространен фуникулярный обтуратор (рис. 6, *1, 2*), который формируется в основании фуникулуса преимущественно анатропных семязачатков (*Liliaceae* — Савченко, Комар, 1965; *Sapindaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997; *Grossulariaceae* — Шамров, 1998). Интегументальный обтуратор образуется в результате разрастания верхнего края обычно внутреннего интегумента, который может врастать в канал столбика (*Urticaceae* — Fagerlind, 1944; *Poaceae* — Савченко, Петрова, 1963), реже — наружного интегумента (*Nymphaeaceae* — Винтер, 1987; Шамров, Винтер, 1991; *Sapindaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997) (рис. 6, *2, 5*). Нуцеллярный обтуратор формируется из апикальных клеток эпидермы нуцеллуса и в виде многослойной клювовидной структуры может выходить за пределы микропиле, контактируя с обтураторами овариумного типа (*Nyctaginaceae* — Bhargava, 1932; *Rosaceae* — Савченко, 1959; *Euphorbiaceae* — Bor, Ka-

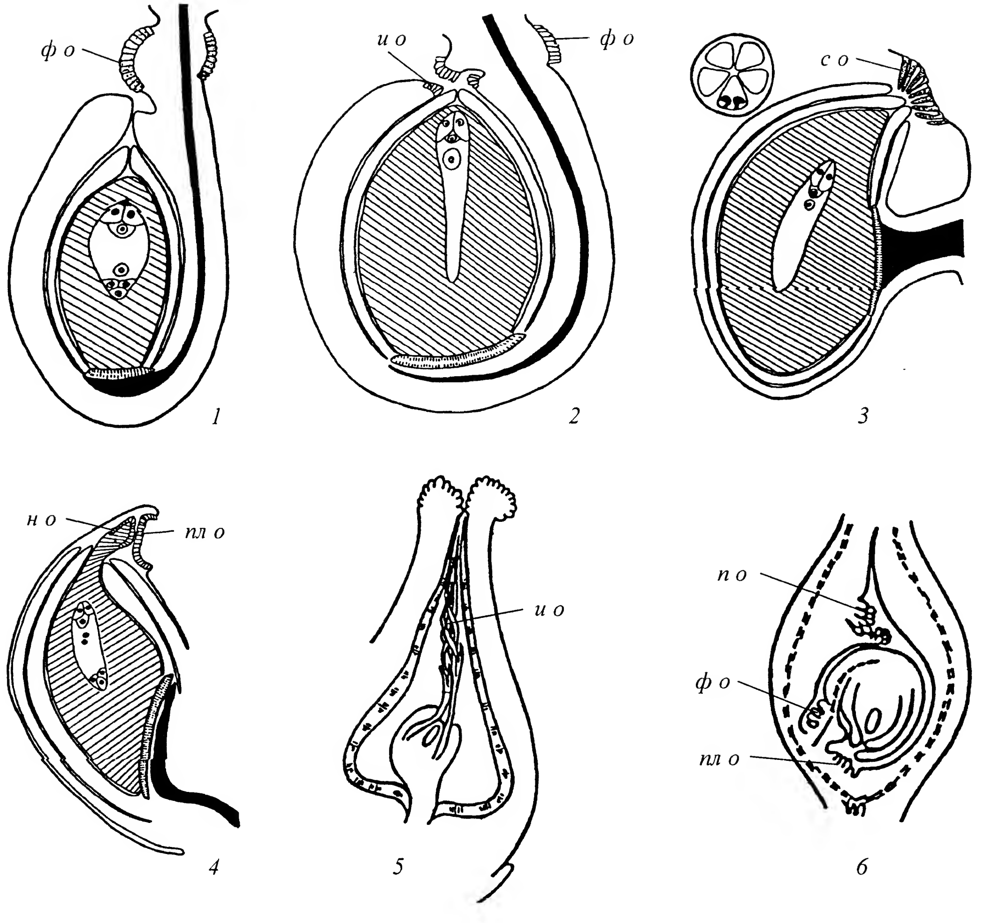


Рис. 6. Типы обтуратора.

1 — фуникулярный обтуратор у *Ribes aureum* (по: Шамров, 1998 с изм.), *2* — фуникулярный и интегументальный обтураторы у *Victoria amazonica* (по: Шамров, Винтер, 1991 с изм.), *3* — септальный обтуратор у *Lychnis coronaria* (по: Веселова, 1991 с изм.), *4* — нуцеллярный и плацентарный обтураторы у *Melanthesa rhamnoides* (по: Singh, 1968 с изм.), *5* — интегументальный обтуратор у *Leucosyke capitellata* (по: Fagerlind, 1944), *6* — париетальный, плацентарный и фуникулярный обтураторы у *Ruscus hypophyllum* (по: Савченко, Комар, 1965). *и о* — интегументальный обтуратор, *н о* — нуцеллярный обтуратор, *п о* — париетальный обтуратор, *пл о* — плацентарный обтуратор, *с о* — септальный обтуратор, *ф о* — фуникулярный обтуратор.

pil, 1976; *Polygonaceae* — Солнцева, 1983; *Trapaceae* — Батыгина, Колесова, 1985; *Caryophyllaceae* — Веселова, 1989) (рис. 6, *4*).

Овариумные обтураторы обнаружены у сравнительно небольшого числа таксонов. Париетальный обтуратор образуется чаще всего у основания столбика (*Rosaceae* — Arbeola, Herrero, 1987; такой обтуратор у *Daphne laureola* из сем. *Thymelaeaceae* предложено назвать своеобразным «столбиковым» обтуратором — Терехин, 1996), но иногда и в базальной части завязи (*Thymelaeaceae* — Fuchs, 1938) (рис. 6, *6*). Плацентарный обтуратор возникает из клеток плаценты, граничащих с клетками семязачатка (*Liliaceae* — Berg, 1962; *Alliaceae* — Шамров, 1999а) (рис. 6, *4, 6*). Септальный обтуратор формируется из клеток перегородок завязи ценокарпного гинецея (*Caryophyllaceae* — Веселова, 1991) (рис. 6, *3*).

Обтураторы имеют эпидермальное происхождение и состоят из сравнительно крупных клеток с утолщенными наружными стенками, плотной цитоплазмой и большим ядром с несколькими ядрышками. Они характеризуются признаками передаточных клеток (Johnson et al., 1975; Peterson et al., 1979; Singh, Walles, 1992; Walles, 1992, и др.) и являются, подобно клеткам рыльца и канала столбика, разновидностью проводниковой ткани (Tilton, Horner, 1980; Tilton et al., 1984; Clifford, Owens, 1990, и др.). В них синтезируются и могут выделяться на поверхность капли жира, сахара и слизистые вещества (Schweiger, 1905; Савченко, 1973; Arbeola, Herrero, 1987; Шамров, Анисимова, 1993а; Шамров, 1997а, и др.).

Интегументальные, нуцеллярные, фуникулярные и париетальные обтураторы обычно возникают в период формирования зародышевого мешка и достигают полного развития к моменту проникновения пыльцевой трубки в полость завязи (Bhargava, 1932; Савченко, Комар, 1965; Савченко, 1973; Винтер, 1987; Шамров, Винтер, 1991, и др.). Время дифференциации плацентарных обтураторов варьирует: у одних таксонов (*Liliaceae* — Шамров, 1999а) они начинают выделяться на стадии примордия семязачатка, у других (*Euphorbiaceae* — Maheshwari, Johri, 1941; *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а-в; *Alliaceae* — Шамров, 1999а) — на стадии 2-ядерного зародышевого мешка. Считается, что рост пыльцевой трубки происходит по поверхности обтуратора, клетки которого выделяют секрет, однако пусковые механизмы этого процесса мало изучены. Для *Prunus persica* из сем. *Rosaceae* установлено, что на продуцирование секрета не влияет опыление, а рост пыльцевой трубки начинается после исчезновения из клеток париетального обтуратора запасного крахмала (Arbeola, Herrero, 1987). Накопление различных пластических веществ в клетках обтуратора, характеризующихся признаками передаточных клеток, а также их своеобразный рост в направлении микропиле свидетельствуют о функции обтуратора как секреторного образования, обеспечивающего питание, рост и проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок (Maheshwari, 1950; Савченко, 1973; Johnson et al., 1975; Tilton, Horner, 1980; Tilton et al., 1984, и др.).

Эволюционные аспекты развития и строения халазы, фуникулуса и обтуратора

Семязачатки цветковых растений характеризуются значительным разнообразием по форме, особенностям развития и строения. На основании проведенного исследования и анализа литературных данных нами были сформулированы принципы организации и типизации, с помощью которых можно объяснить разнообразие имеющихся типов семязачатка и его структур. Принципы организации являются двухуровневыми: принципы поливариантности развития и пространственно-временно́й координации лежат в основе развития и строения всего семязачатка, тогда как принципы происхождения, расположения, назначения и дублирования — в основе каждой его структуры. Исходя из принципов организации семязачатка, каждая его структура характеризуется своеобразными чертами, имеет свой генезис и выполняет только присущие ей функции. Однако морфологическое выражение структур является таксоноспецифичным и отражает определенные направления эволюции самой структуры, а также и всего семязачатка как сложной координированной системы. По мнению Э. С. Терехина (1991), наиболее общие функциональные и структурные взаимодействия частей разного ранга в онтогенезе (принципы эволюционного преобразования онтогенеза) создают необходимую основу для осуществления эволюционных преобразований посредством модусов. Принципы отражают результаты процесса эволюции.

Вопросы эволюции и морфологической природы семязачатка до настоящего времени составляют предмет широкой дискуссии. Данные о строении анцестральных семязачатков, на основе которых возникло все существующее многообразие, крайне малочисленны. В качестве исходных типов семязачатка, вероятно, следует признать крассинуцеллятные уни- и битегмальные семязачатки, у которых собственно нуцеллус соединялся с интегументом (интегументами) с помощью своеобразной ножки. Халаза семязачатка была неразвитой и состояла лишь из производных интегумента (Shamrov, 1998; Шамров, 1999б). Подобное строение имеют ортотропные семязачатки некоторых современных цветковых растений (*Juglandaceae, Myricaceae* — Kershaw, 1909; Boesewinkel, Bouman, 1967; Van Heel, 1970). Наличие в семязачатке нуцеллуса, свободного от интегумента, характерно для некоторых ископаемых семенных папоротников (*Lagenostomales, Trigonocarpales* — Scott, Maslen, 1907; Walton, 1953, и др.). Следует отметить, что у некоторых представителей порядка *Cycadales* обнаружено срастание нуцеллуса с основанием интегумента. Было сделано предположение, что область семязачатка, выше которой нуцеллус становится свободным, филогенетически моложе, чем апикальные части нуцеллуса и интегумента (Oliver, 1903). Следовательно, возникновение халазы в семязачатке цветковых растений является вторичным признаком.

Постепенное объединение оснований нуцеллуса и интегумента приводило к возникновению мезохалазальных семязачатков. Унитегмальные крассинуцеллятные семязачатки могли трансформироваться в семязачатки, присущие представителям таких семейств, как *Betulaceae, Fagaceae*, у которых до сих пор обнаруживается неполное срастание оснований нуцеллуса и интегумента (Корчагина, 1981, 1994, и др.). Исходя из представлений А. Л. Тахтаджяна (1964, 1980) и Терехина (1977, 1991) о модусах эволюционных преобразований органов и тканей, возникновение лептохалазы можно рассматривать в связи с общей редукцией семязачатка как отражение одного из основных направлений эволюции структур — от крупных массивных до мелких немногослойных семязачатков. Однако у ряда высокоспециализированных таксонов (*Apocynaceae, Asclepiadaceae, Rubiaceae, Santalaceae, Theligoniaceae*) редукция семязачатка, обусловленная главным образом уменьшением размеров нуцеллуса и интегумента, приводила к возникновению не лепто-, а пахихалазальных семязачатков. Появление последних, отмеченное как среди примитивных, так и продвинутых таксонов, происходило, вероятно, многократно и является результатом адаптивной эволюции, связанной с особенностями диссеминации (специфика развития и строения семенной кожуры) и прорастания.

Процесс эволюции семязачатка сопровождался появлением специальных структур. Как считает большинство исследователей, формирование и морфологическое разнообразие фуникулуса и обтуратора обусловлено, вероятно, особенностями экологии опыления. Следует отметить, что предназначенные для выполнения определенной функции в завязи и семязачатке, они могли в случае сохранения выполнять иные функции в зрелом плоде и семени. Так в фуникулярных семязачатках разнообразие фуникулуса связано с топографией семязачатка в завязи (особенно если в завязи развивается более одного семязачатка) по обеспечению наиболее оптимального положения относительно растущих пыльцевых трубок. У некоторых растений, характеризующихся циркинотропными семязачатками, фуникулус играет активную роль при рассеянии семян, способствуя подобно пружине выбрасыванию семян из плода (*Fabaceae* — La Rue, 1954; *Magnoliaceae* — Earle, 1938). Подобные примеры можно привести и для обтуратора. Эволюционно обтуратор возник как структура, адаптированная к выполнению одной функции — обеспечению роста пыльцевых трубок в направлении микропиле. Обычно обтураторы после оплодотворения разрушаются, но иногда сохраняются в зрелом семени (плацентарный обтуратор у *Luzula pedemontana* из сем. *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а, в). В этом случае функция обтуратора в семени не ясна — возможно, он выполняет роль элайосом во время диссеминации.

Важно подчеркнуть, что возникновение морфологического разнообразия фуникулуса и обтуратора как результата полифилетической эволюции следует рассматривать в связи с другими сопряженно развивающимися структурами, с учетом общих направлений эволюции плодолистика и семязачатка в целом. Так выявляется связь типа обтуратора с особенностями строения фуникулуса. В фуникулярных семязачатках обтуратор обычно развивается из клеток фуникулуса, реже фуникулуса и интегумента (*Victoria amazonica* из сем. *Nymphaeaceae* — Винтер, 1987; Шамров, Винтер, 1991) (рис. 6, *1, 2*). В афуникулярных, сессильных и фуникулярных семязачатках со слабо выраженным фуникулусом обтураторы являются производными плаценты (*Juncaceae, Paeoniaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а-в; Шамров, 1997а) (рис. 5, *6*, 6, *4*), либо плаценты и фуникулуса (*Gagea stipitata* из сем. *Liliaceae* — Shamrov, 1992b; Шамров, 1999а).

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49807) и программы «Ведущие научные школы России» (проект № НШ-2148.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Александрова О. Г., Яковлев М. С. О характерных чертах морфологии плода злаков типа маиса (*Zea mays* L.) // Сов. бот. 1944. № 6. С. 63—75.

Андронова Н. Н. О строении семяпочки *Rubiaceae* Juss. // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1461—1469.

Андронова Н. Н. Систематика и филогения семейства *Rubiaceae* в свете эмбриологических данных // Матер. VI Моск. совещ. по филог. раст. М., 1982. С. 11—12.

Анисимова Г. М. Развитие и строение семени у *Orobanche cumana* и *O. alsatica* (*Orobanchaceae*) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 473—482.

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.

Батыгина Т. Б. Семейство *Nymphaeaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 105—110.

Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е. Семейство *Trapaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. Т. 3. С. 110—116.

Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е., Васильева В. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera* // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 311—325.

Беляева Л. Е., Родионова Г. Б. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1983. Т. 2. С. 15—164.

Веселова Т. Д. Эмбриологическое исследование *Lychnis coronaria* (L.) Desr. (*Caryophyllaceae*). М., 1989. 16 с. Деп. ВИНИТИ, № 2003-В89.

Веселова Т. Д. О морфологической природе обтуратора у гвоздичных // Биол. науки. 1991. № 2. С. 93—103.

Винтер А. Н. Эмбриология рода *Hydrostemma* (*Barclaya*) в связи с его положением: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 285 с.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 3. С. 378—390.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 75—87.

Воронова О. Н., Шамров И. И., Батыгина Т. Б. Морфогенез семязачатка *Zea mays* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 10— 26.

Данилова М. Ф., Кирпичников М. Э. Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Л., 1985. Т. 1. С. 8—32.

Камелина О. П., Жукова Г. Я. Семейство *Valerianaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 105—110.

Камелина О. П., Проскурина О. Б. Семейство *Elaeagnaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 171—177.

Кордюм Е. Л. До питання про поліембріонію ластовня лікарського (*Vincetoxicum officinale* Moench.) // Укр. бот. журн. 1961. Т. 18. № 3. С. 48—55.

Коробова С. Н. Семейство *Plumbaginaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1983. Т. 2. С. 59—64.

Корчагина И. А. Попытка классификации морфологических типов семязачатков покрытосеменных // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 10. С. 1513—1530.

Корчагина И. А. Семейство *Betulaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 201—210.

Корчагина И. А. Семязачаток // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 1994. Т. 1. С. 122—131.

Маметьева Т. Б., Камелина О. П. Семейство *Myristicaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 47—50.

Наумова Т. Н. Особенности развития нуцеллярной ткани и нуцеллярной полиэмбрионии у *Opuntia elata* (*Cactaceae*) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 3. С. 344—355.

Наумова Т. Н. Семейство *Asclepiadaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 132—137.

Никитичева З. И., Проскурина О. Б. Эмбриология *Scheuchzeria palustris* (*Scheuchzeriaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 3—18.

Никитичева З. И., Яковлев М. С. Семейство *Rhizophoraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. Т. 3. С. 120—125.

Родионова Г. Б. Развитие семяпочки и интегументов у *Heliophila amplexicaulis* L. // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 9. С. 1153—1161.

Савченко М. И. Об отклонениях в развитии семяпочки некоторых покрытосеменных растений // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 6. С. 786—804.

Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 190 с.

Савченко М. И., Комар Г. А. Морфология семяпочек некоторых однодольных // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 74—113.

Савченко М. И., Петрова Л. Р. Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 11. С. 1623—1638.

Солнцева М. П. Семейство *Polygonaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1983. Т. 2. С. 53—58.

Солнцева М. П. Семейство *Theligoniaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 94—96.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Семязачаток // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 49—53.

Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л., 1977. 219 с.

Терехин Э. С. Проблемы онтогенеза семенных растений // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1991. Вып. 2. 69 с.

Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 376 с.

Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., 1958. 285 с.

Шамров И. И. Обтуратор // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 1994а. Т. 1. С. 161—162.

Шамров И. И. Халаза // Там же. 1994б. Т. 1. С. 163—165.

Шамров И. И. Фуникулус // Там же. 1994в. Т. 1. С. 165—166.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизации: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 479 с.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 10. С. 1—13.

Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 3—14.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков *Liliales* и *Amaryllidales* // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 2. С. 13—33.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999б. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. 2002а. Т. 87. № 2. С. 1—18.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002б. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И. Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 6. С. 1—30.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистологическое исследование // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 47—59.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Семязачаток и семя у *Juncus filiformis* (*Juncaceae*): особенности возникновения и характер преобразования структур в процессе развития // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 11. С. 18—33.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. 1993в. Т. 78. № 12. С. 24—44.

Шамров И. И., Анисимова Г. М., Батыгина Т. Б., Лакшми Сита Г. Типы и морфологическая эволюция семязачатка в порядке *Santalales* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 1—14.

Шамров И. И., Винтер А. Н. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1073—1083.

Agarwal S. Morphological and embryological studies in the family *Olacaceae* — I. *Olax* L. // Phytomorph. 1963a. Vol. 13. N 2. P. 185—196.

Agarwal S. Morphological and embryological studies in the family *Olacaceae* — II. *Strombosia* Blume // Phytomorph. 1963b. Vol. 13. N 3. P. 348—356.

Andersson A. Studien über der Embryologie der Familien *Celastraceae, Oleaceae* und *Apocynaceae* // Lunds. Univ. Arssks. 1931. Bd 7(2). N 27. S. 1—112.

Anisimova G. M., Shamrov I. I. Anther and ovule development in *Ungnadia speciosa* Endl. // Bull. Polish Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 93—100.

Arbeola A., Herrero M. The significance of the obturator in the control of pollen tube entry into the ovary in peach (*Prunus persica*) // Ann. Bot. 1987. Vol. 60. N 6. P. 681—685.

Archibald E. E. The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca* Lindley) // South Afr. J. Sci. 1939. Vol. 36. P. 195—211.

Baillon H. E. Etude général du groupe des Euphorbiacées. Paris, 1858. 684 p.

Berg R. Y. Morphology and taxonomic position of *Medeola, Liliaceae* // Skr. Norske Vid. Akad. Oslo, 1962. N 3. P. 1—55.

Bhargava H. R. Contribution to the morphology of *Boerhaavia repanda* // J. Indian Bot. Soc. 1932. Vol. 11. N 4. P. 303—326.

Boesewinkel F. D. Development of ovule and seed coat in the *Rutales—Geraniales* assembly. Ph. D. Thesis, 1981. 111 p.

Boesewinkel F. D., Bouman F. Integument initiation on *Juglans* and *Pterocarya* // Acta Bot. Neerl. 1967. Vol. 16. N 1. P. 86—101.

Boesewinkel F. D., Bouman F. Development of ovule and testa in *Rutaceae*. II. The unitegmic and pachychalazal seed of *Glycosmis* cf. *arborea* (Roxb.) D. C. // Acta Bot. Neerl. 1978. Vol. 27. N 1. P. 69—78.

Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed structure // Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin etc., 1984. P. 567—610.

Bor J., Kapil R. N. Anatropy and ontogeny of the bitegmic ovule in *Chrozophora* A. H. L. Jussieu (*Euphorbiaceae*) // Acta Bot. Neerl. 1976. Vol. 25. N 6. P. 385—400.

Bouman F. The ovule // Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin etc., 1984. P. 123—157.

Brongniart A. Memoire sur la génération et le développement de l'embryon dans les végétaux phanerogames // Ann. Sci. Nat. Bot. 1827. T. 12. P. 14—296.

Buxbaum F. Morphology of cacti. Section 2. Flower // California, 1953. P. 88—170.

Carwood N. C. Studies in *Annonaceae*. XX. Morphology and ecology of seedlings, fruits and seeds of selected Panamanian species // Bot. Jahrb. Syst. 1995. Bd 117. S. 1—152.

Clifford S. C., Owens S. J. The stigma, style and ovarian transmitting tract in the *Oncidiinae* (*Orchidaceae*): morphology, and histochemistry // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 4. P. 440—451.

Corner E. J. H. The Annonaceous seed and its four integuments // New Phytologist. 1949. Vol. 48. N 3. P. 333—364.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge etc., 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p.

Corner E. J. H. The myristicaceous seed // Blumea. 1983. Vol. 28. N 2. P. 330—340.

Earle T. T. Embryology of certain *Ranales* // Bot. Gaz. 1938. Vol. 100. N 2. P. 257—275.

Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the *Laurales* // Bot. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 125. P. 93—168.

Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots // Bot. J. Linn. Soc. 1999. Vol. 130. N 4. P. 305—393.

Fagerlind F. Embryologische, zytologische und bestaubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme // Acta Horti. Berg. 1937. Bd 11. Hf 9. S. 195—470.

Fagerlind F. Die Samenbildung und die Zytologie bei agamospermischen und sexuellen Arten von *Elatostema* und einigen nahestehenden Gattungen nebst Beleuchtung einiger damit zusammenhängender Probleme // Kgl. Svens. Vetenskaps Akad. Handl. 1944. Bd 21. N 4. S. 1—130.

Fagerlind F. Strobilus und Blüte von *Gnetum* und die Moglichkeit, aus ihrer Struktur den Blütenbau, der Angiospermen zu deuten // Arkiv Bot. 1946. Bd 33A. N 10. S. 5—46.

Fagerlind F. Gynoceumsmorphologische und embryologische Studien in der Familie *Olacaceae* // Bot. Notiser. 1947. Hf 3. S. 207—230.

Fagerlind F. Beitäge zur Kenntnis der Gynoceumsmorphologie und Phylogenie der *Santalales*-Familien // Svensk Bot. Tidskr. 1948. Vol. 42. P. 195—229.

Fuchs T. C. E. Beiträge zur Embryologie der *Thymelaeaceae* // Österr. bot. Zeitschr. 1938. Bd 87. S. 1—41.

Grootjen C. J., Bouman F. Seed structure in *Cannaceae*: taxonomic and ecological implications // Ann. Bot. 1988. Vol. 61. N 3. P. 363—371.

Igersheim A., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics of the *Magnoliales* and winteroids // Bot. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 124. P. 213—271.

Igersheim A., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 127. P. 289—370.

Igersheim A., Buzgo M., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. P. 1—65.

Johnson L. E. B., Wilcoxson R. D., Frosheirser F. J. Transfer cells in tissues of the reproductive system of alfalfa // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. P. 952—956.

Johri B. M., Bhatnagar S. P. Embryology and taxonomy of the *Santalales* — 1 // Proc. Nat. Inst. Sci. India. 1960. Vol. 26. P. 199—220.

Kajale L. B. Embryology of *Achyranthes aspera* Linn. // Proc. Indian Acad. Sci. 1937. Vol. 5. N 5. P. 195—205.

Kapil R. N., Vasil I. K. Ovule // Recent advances in the embryology of angiosperms / Ed. by P. Maheshwari. Delhi, 1963. P. 41—67.

Kershaw E. M. The structure and development of the ovule of *Myrica gale* // Ann. Bot. 1909. Vol. 23. N 91. P. 353—362.

La Rue C. D. The extraordinary funiculus of *Acacia confusa* Merrill. // Rhodora. 1954. Vol. 56. N 670. P. 229—231.

Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. New York, 1950. 453 p.

Maheshwari P., Johri B. M. The embryo sac of *Acalypha indica* L. // Beih. Bot. Centbl. 1941. Vol. 61A. P. 125—136.

Mirbel C. F. B. Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétale // Ann. Sci. Nat. Bot. 1829. T. 17. P. 302—318.

Mohana Rao P. R. Nutmeg seed, its morphology and developmental anatomy // Phytomorph. 1974. Vol. 24. N 3—4. P. 262—273.

Mohana Rao P. R. Seed anatomy of *Artabotrys odoratissimus* with a discussion on chalaza, integumentary bundles and ruminate endosperm // Phytomorph. 1975. Vol. 25. P. 215—228.

Nair N. C. Floral morphology and embryology of *Myristica malabarica* Lamk. with a discussion on certain aspects of the systematics of *Myristicaceae* // Adv. Pl. Morph. 1972. P. 264—277.

Nair N. C., Jain R. K. Floral morphology and embryology of *Balanites roxburghii* Planch. // Lloydia, 1956. Vol. 19. N 4. P. 269—276.

Netolitzky F. Die Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S.

Oliver F. W. The ovules of the older gymnosperms // Ann. Bot. 1903. Vol. 17. N 67. P. 451—476.

Periasamy K. Studies on seeds with ruminate endosperm. II. Development of rumination in the *Vitaceae* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1962a. Vol. 56. N 1. P. 13—26.

Periasamy K. The ruminate endosperm: development and types of rumunation // Plant embryology. A symposium. CSIR. New Dehli, 1962b. P. 62—74.

Periasamy K., Swamy B. G. L. Studies in the *Annonaceae*. II. The development of ovule and seed in *Cananga odorata* and *Miliusa wightiana* // J. Indian Bot. Soc. 1961. Vol. 40. N 2. P. 206—216.

Peterson R. L., Scott M. G., Miller S. L. Some aspects of carpel structure in *Caltha palustris* L. (*Ranunculaceae*) // Am. J. Bot. 1979. Vol. 66. P. 334—342.

Raj B. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae* — *Buckleya lanceolata* Sieb. et Zucc. // Beitr. Biol. Pflanzen. 1970. Bd 46. Hf 2. S. 193—207.

Raj B. Morphological and embryological studies in the family *Santalaceae*. XIII. *Choretrum lateriflorum* R. Br. // Österr. Bot. Zeitschr. 1972. Bd 120. Hf 1—2. S. 143—154.

Sastri R. L. N. Comparative morphology and phylogeny of the *Ranales* // Biol. Rev. 1969. Vol. 44. N 3. P. 291—319.

Schweiger J. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen // Flora. 1905. Bd 94. S. 339—379.

Scott D. H., Maslen A. J. The structure of palaeozoic seeds, *Trigonocarpus Parkinsoni* Brongniart, and *Trigonocarpus Veri*, sp. nov. I // Ann. Bot. 1907. Vol. 21. N 81. P. 89—134.

Shamanna S. A contribution to the embryology of *Olax wightiana* Wall. // Proc. Indian Acad. Sci. 1954. Vol. 39. N 6. P. 249—256.

Shamanna S. A contribution to the embryology of *Opilia amentacea* Roxb. // Curr. Sci. 1955. Vol. 24. N 5. P. 165—167.

Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P. 377—407.

Shamrov I. I. Chalaza // Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA — Plymouth, UK, 2002. P. 130—132.

Singh R. P. Structure and development of seeds in *Euphorbiaceae*: *Melanthesa rhamnoides* Wt. // Beitr. Biol. Pflanz., 1968. Bd 45. Hf 1. S. 127—133.

Singh S., Walles B. The ovarian transmitting tissue in *Lilium regale* // Intern. J. Plant Sci. 1992. Vol. 153. N 2. P. 205—211.

Svoma E. Seed morphology and anatomy in some *Annonaceae* // Pl. Syst. Evol. 1998a. Vol. 209. N 3—4. P. 177—204.

Svoma E. Studies on the embryology and gynoecium structures in *Drimys winteri* (*Winteraceae*) and some *Annonaceae* // Pl. Syst. Evol. 1998b. Vol. 209. N 3—4. P. 205—229.

Swamy B. G. L. Contributions to the embryology of *Cansjera rheedi* // Phytomorph. 1960. Vol. 10. N 4. P. 397—409.

Tilton V. R., Horner H. T. Stygma, style and obturator of *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) and their function in reproductive process // Am. J. Bot. 1980. Vol. 67. N 7. P. 1113—1131.

Tilton V. R., Wilcox L. W., Palmer R. G., Albertsen M. C. Stigma, style and obturator of soybean, *Glycine max* (L.) Herr. (*Leguminosae*) and their function in the reproductive process // Am. J. Bot. 1984. Vol. 71. N 4. P. 676—686.

Tiwari S. C., Bouman F., Kapil R. N. Ovule ontogeny in *Tropaeolum majus* // Phytomorph. 1977. Vol. 27. N 4. P. 350—358.

Treviranus G. R. Biologie oder Phylosophie der lebenden Natur. Göttingen, 1805. Bd 3. 226 S.

Van der Heiden E., Bouman F. Studies in *Annonaceae*. X. Seed anatomy of the *Annona* group // Bot. Jahrb. Syst. 1988. Bd 110. S. 117—135.

Van Heel W. A. Distally lobed integuments in angiosperm ovules // Blumea. 1970. Vol. 18. N 1. P. 67—70.

Van Heel W. A. Note on the structure of developing seeds of *Knema* and *Horsfieldia* (*Myristicaceae*) // Blumea. 1982. Vol. 28. N 1. P. 53—60.

Walles B. Ultrastructure of the ovarian transmitting tissue in *Lilium regale* // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. St. Petersburg, 1992. P. 607—608.

Walton J. Evolution of the ovule in pteridosperms // Adv. Sci. 1953. Vol. 10. P. 223—230.

Werker E. Seed anatomy. Berlin—Stuttgart, 1997. 424 p.

Zavaleta-Mancera H. A., Engleman E. M. Anatomia de la semilla de *Casimirae edulis* (*Rutaceae*), «zapote blabco», durante su desarrollo // Bol. Soc. Bot. Mexico. 1991. Vol. 51. P. 67—81.

SUMMARY

Based on the elaborated principles of the ovule typification, existing classifications are reexamined and the original classifications of ovule types according to development and morphology of some structures are proposed: chalaza — pachychalazal (typical, juvenile, mature variations), mesochalazal, perichalazal and leptochalazal types; funiculus — funicular, afunicular and sessile types. Depending on the origin and position of the obturator in the ovule or ovary, the following types are distinguished: ovular (funicular, integumental and nucellar variants) and ovarian (parietal, placental and septal variants). Evolutionary transformations of the chalaza, funiculus and obturator involved concurrently with other surrounding structures in the frame of general trends of carpel and ovule evolution. They probably occurred along independent ways and conditioned specific features of the pollination, dissemination and seed germination in various flowering plants.

УДК 582.232/275.574.586 : 556.52

© С. Ф. Комулайнен

ФИТОПЕРИФИТОН РЕК РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

S. F. KOMULAYNEN. PHYTOPERIPHYTON IN THE RIVERS OF KARELIA

Институт биологии Карельского НЦ РАН
185610 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Факс (8142) 769810
E-mail: Komsf@krc.karelia.ru

Поступила 26.02.2003
Окончательный вариант получен 28.05.2003

На основании многолетних исследований охарактеризованы особенности таксономической структуры фитоперифитона 43 рек Карелии. Дан сравнительный анализ видового состава и относительного обилия видов, оценена роль надвидовых таксонов в формировании альгофлоры обрастаний. Отмечено свойственное северным флорам преобладание родов с одним таксоном и значительная роль одновидовых семейств. Рассмотрены закономерности пространственной динамики фитоперифитона, связанные с географическим положением и морфометрией водосборов рек.

Ключевые слова: фитоперифитон, видовой состав, реки, Карелия.

Альгологические исследования на территории Карелии имеют давнюю историю, однако, все еще остается актуальной инвентаризация альгофлоры и изучение структурно-функциональной организации альгоценозов в условиях взаимодействующего влияния природных и антропогенных факторов.

Сообщества прикрепленных водорослей (фитоперифитон) наиболее характерны для малых рек и именно здесь играют значительную роль в балансе органического вещества. Это обусловлено наличием твердого субстрата и большими скоростями течения, ограничивающими развитие других экологических группировок. Альгоценозы прикрепленных водорослей формируют местообитания для водных беспозвоночных и являются основным преобразователем минеральных веществ. Фитоперифитон способствует стабилизации субстрата и очищению воды, хотя иногда его массовое развитие создает проблемы при водопользовании. В задачу наших исследований входили определение и оценка особенностей формирования видового состава и эколого-географической структуры фитоперифитона рек.

Характеристика исследованных рек

Исследованные реки расположены на территории Карелии от северного побережья Ладожского оз. до границы с Мурманской обл. (рис. 1). Они типичны для гидрографической сети Европейского Севера России, основу которой составляют небольшие водотоки и короткие протоки, соединенные многочисленными озерами и образующие сложные озерно-речные системы. Водоразделы рек слабо выражены, с плоской заболоченной поверхностью. Реки имеют ступенчатый профиль. Порожистые участки мелководные, неширокие, со скоростями течения до 2—3 м/с. Грунты на плесах песчаные и песчано-галечные, часто заиленные; на порожи-

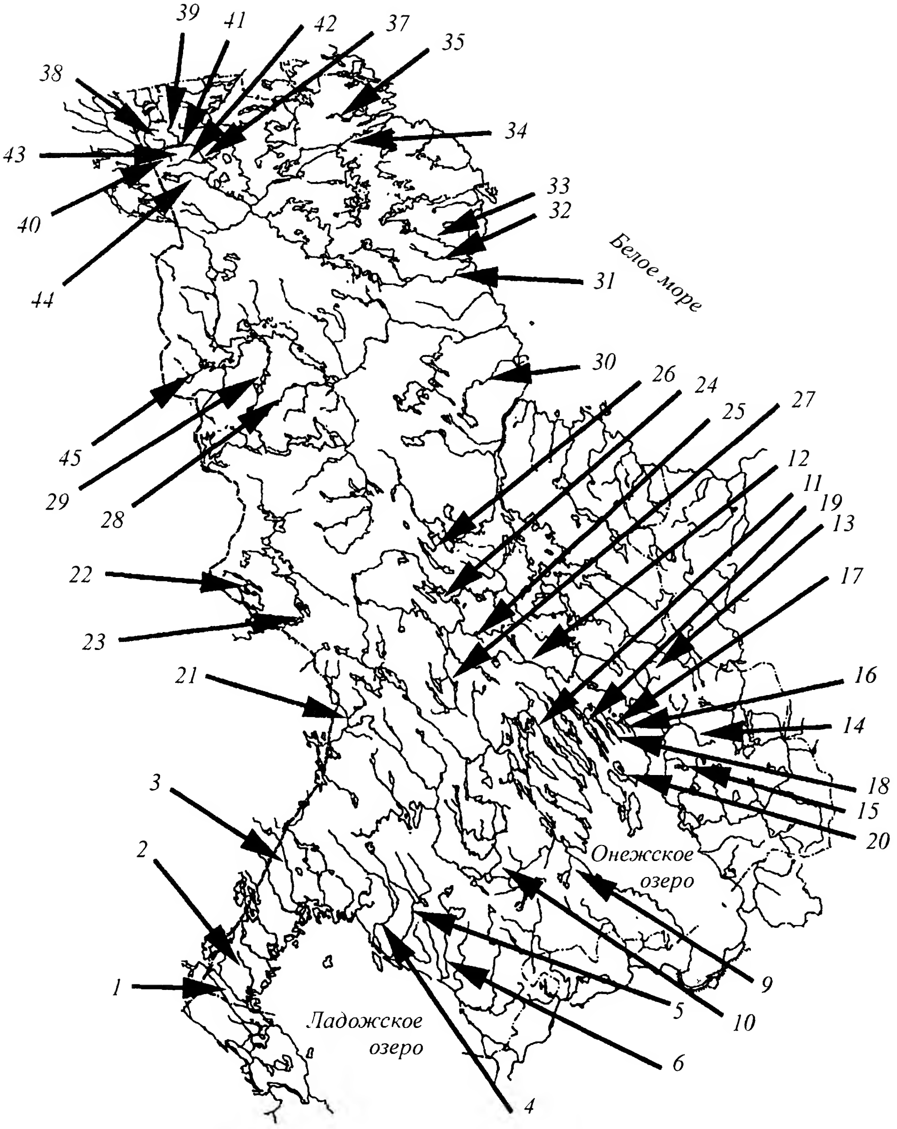


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных рек Карелии.

1 — Хииталанйоки, *2* — Суксунйоки, *3* — Тохмайоки, *4* — Тулемайоки, *5* — Уксунйоки, *6* — Видлица, *9* — Лососинка, *10* — Сяпся, *11* — Лижма, *12* — Кумса, *13* — Немина, *14* — Пяльма, *15* — Туба, *16* — Царевка, *17* — Калей, *18* — Падма, *19* — Угома, *20* — Яндома, *21* — Койтойоки, *22* — Короппи, *23* — Лендерка, *24* — Волома, *25* — Горчозерка, *26* — Елма, *27* — Лужма, *28* — Лахна, *29* — Кенти, *30* — Шуя Беломорская, *31* — Поньгома, *32* — Воньга, *33* — Кузема, *34* — Кереть, *35* — Пулоньга Карельская, *36* — Канда, *37* — Оланга, *38* — Мянтюйоки, *39* — Муткайоки, *40* — Селкяйоки, *41* — Силтайоки, *42* — Нурис, *43* — Лохиоя, *44* — Тавойоки, *45* — Вуокинйоки.

стых участках и перекатах песчано-каменистые с большим количеством валунов и скал.

Химический состав вод исследованных рек формируется в условиях труднорастворимых коренных пород Балтийского кристаллического щита, хорошо промытых четвертичных отложений и высокой заболоченности территории. По минерализации исследованные реки относятся к ультрапресным ($\Sigma_{\text{и}} < 100$ мг/л). В период половодья бо́льшая часть рек имеет минерализацию менее 40 мг/л, увеличиваясь до 60—90 мг/л в период летней и зимней межени. Более высокая минерализация отмечена в реках Заонежья (Падма, Угома, Калей, Яндома) и р. Кенти, причем для р. Кенти это увеличение носит явно техногенный характер (Влияние..., 1995). Для рек характерна слабокислая реакция (pH около 7) и повышенная цветность (200—300°). Содержание всех форм азотистых веществ в водах исследованных рек невысоко. Нитритные ионы обычно отсутствуют. Содержание ионов NO_3 изменяется от 0.1 до 0.5 мгN/л, NH_4+ не превышает 0.08 мгN/л, а $N_{орг}$ — 0.2—1.5 мгN/л. Отмечено очень низкое содержание фосфатов: концентрация $P_{общ}$ изменяется от 10 до 70 мкг Р/л, а $P_{мин}$ — от 2 до 3 мкг Р/л.

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили результаты исследований автора, проведенных в течение 30 лет (Комулайнен, 1978, 1995а, б, 1996, 1998, 1999, 2000а, б, 2001, 2003; Комулайнен и др., 1987; Komulaynen, 1990, 1997, 1998, 2002; Генкал, Комулайнен, 2000). Во всех реках наблюдения проводили в период летней межени: конец июля—начало сентября, в реках Пяльма, Кумса и Сяпся — в период открытой воды, в Лижме и Лососинке — в течение всех сезонов. Пробы перифитона отбирали с воздушно-водных (*Phragmites australis* (Cav.) Train. ex Steud., *Equisetum fluviatile* L., *Carex* spp.) и погруженных (*Fontinalis* spp., *Hydrohypnum* spp., *Potamogeton* spp., *Batrachium* spp., *Myriophyllum* spp.) макрофитов, а также с камней по отработанной методике (Комулайнен и др., 1989).

Для получения количественных характеристик пробы отбирали с площади, размеры которой определяли степенью развития обрастаний. Обилие нитчатых и колониальных форм оценивали путем подсчета клеток в камере Богорова. Численность одноклеточных водорослей определяли по методике, принятой при изучении фитопланктона. Для этого пробу доводили до требуемого объѐма и просчитывали в камере Нажотта ($V = 0.02$ см^3). На каждой станции отбирали 5—10 количественных проб в зависимости от разнообразия субстратов.

Для оценки роли отдельных таксонов в формировании группировок вычисляли частоту встречаемости (pF), частоту доминирования (DF), порядок доминирования $Dt = DF/(pF \times 100)$, средневзвешенное относительное обилие видов по численности (N %) и биомассе (B %). Виды с удельным относительным обилием ⩾10 % в перифитоне конкретной реки и отдельных станций отнесены к доминирующему комплексу.

При эколого-географическом анализе для характеристики географического распространения водорослей, их отношения к солености и активной реакции среды использованы обширные литературные данные (Прошкина-Лавренко, 1953; Foged, 1964, 1968; Порк, 1967; Merilainen, 1967; Харитонов, 1980; Левадная, 1986, и др.), а также данные определителей, «флор» и справочников.

Кластерный анализ выполнен на основе данных о видовом составе, относительной численности и биомассе видов. Группирование рек проводилось при помощи алгоритма Евклидовой дистанции с использованием метода Варда (Ward's method, пакет программ Statistica).

Результаты и обсуждение

Общая характеристика альгофлоры

В перифитоне 43 исследованных рек определено 522 таксона водорослей рангом ниже рода, относящихся к 118 родам, 64 семействам, 25 порядкам и 8 отделам:

ТАБЛИЦА 1

Таксономическая структура и пропорции компонентов альгофлоры перифитона рек Карелии (по качественным пробам)

Отделы	Ord		Fm		Gn		Sp		Gn/Fm	Sp/Fm	Sp/Gn
	n	%	n	%	n	%	n	%			
Euglenophyta	1	4.0	1	1.5	1	0.8	1	0.2	1.0	1.0	1.0
Cyanophyta	6	24.0	20	31.3	28	23.7	80	15.6	1.4	4.0	2.9
Dinophyta	1	4.0	1	1.5	2	1.7	2	0.4	2.0	2.0	1.0
Chrysophyta	1	4.0	2	3.2	2	1.7	4	0.8	1.0	2.0	2.0
Bacillariophyta	6	24.0	17	26.6	42	35.6	320	62.8	2.5	18.8	7.6
Xanthophyta	1	4.0	1	1.5	1	0.8	1	0.2	1.0	1.0	1.0
Rhodophyta	1	4.0	4	6.3	6	5.1	6	1.3	1.5	1.5	1.0
Chlorophyta	7	28.0	18	28.1	36	30.6	107	18.6	2.0	5.9	3.0
Альгофлора в целом	24	96	64	100	118	100	521	999	1.8	8.1	4.4

Примечание. Ord — порядки, Fm — семейства, Gn — роды, Sp — виды, n — число таксонов.

Euglenophyta — 1, *Cyanophyta* — 80, *Chrysophyta* — 4, *Dinophyta* — 2, *Bacillariophyta* — 320, *Chlorophyta* — 107, *Xanthophyta* — 1, *Rhodophyta* — 7 (табл. 1).

Таксономический состав количественных проб менее разнообразен и включает только 393 вида, при этом надвидовая структура в целом сохраняется без изменения: 24 порядка, 57 семейств, 101 род.

Основу списка (>90 %) во всех исследованных реках составляют диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли. Судя по литературным данным, преобладание этих групп водорослей отражает специфику фитоперифитона и других речных систем бореальной и субарктической зон (Ширшов, 1933; Никулина, 1976; Eloranta, Kunnas, 1979; Kawecka, 1980; Johansson, 1982; Lindstrøm, Traen, 1984; Гецен, 1985; Шубина, 1986; Kawecka, Eloranta, 1987; Потапова, 1993; Стенина, 1993; Lindstrøm, Johansen, 1995; Станиславская, 1999, и др.).

Видовое богатство альгофлоры перифитона исследованных рек в целом, а также отдельных водотоков и их участков определяют диатомовые водоросли. На их долю приходится более половины списка, что характерно для всех типов водоемов Арктики и Субарктики (Hilliard, 1959; Prescott, 1959; Sheath, Munawar, 1975; Гецен, 1985, и др.). Пропорции и родовая насыщенность альгофлоры также подчеркивают ключевое положение диатомовых, разнообразие которых определяют представители порядка *Raphales* (табл. 2). Значительно менее разнообразно представлен в перифитоне порядок *Araphales*: 9 родов и 53 вида, но среди его представителей 3 наиболее распространенных в альгофлоре рек вида: *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa* и *Synedra ulna*. Центрические диатомовые (порядки *Thalassiosirales*, *Pseudopodosirales*, *Melosirales*, *Aulacosirales*) по числу видов, как правило, занимают подчиненное положение в группировках обрастаний. В альгофлоре перифитона рек определен 21 вид и разновидность родов *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Ellerbeckia*, *Melosira* и *Aulacosira*. Среди них наиболее обычны виды *Aulacosira*: *A. ambigua* (Grun.) Simonsen, *A. islandica* и *A. italica*.

Зеленые водоросли, представленные 107 видами и формами, относящимися к 7 порядкам, 18 семействам и 36 родам, уступают по видовому разнообразию только диатомовым. Видовое богатство зеленых водорослей формируется практически представителями одного семейства — *Desmidiaceae*, которые по числу таксонов занимают второе место среди всех выявленных семейств. По числу видов среди них

ТАБЛИЦА 2

Распределение порядков по числу видов и внутривидовых таксонов в альгофлоре перифитона рек Карелии

Порядки	I	II	III	IV	V	VI
Chroococcales	12	2.3	6—7	1	1.4	12—15
Nostocales	36	6.9	4	11	15.9	2
Oscillatoriales	21	4.0	5	4	5.8	5
Araphales	53	10.2	3	8	11.6	3
Raphales	246	47.1	1	21	30.4	1
Chlorococcales	12	2.3	6—7	0	0.0	16—25
Desmidiales	71	13.6	2	0	0.0	16—25
В ведущих отделах	451	86.4		45	65.2	

Примечание. I — число видов; II — то же, %; III — место порядка по числу видов; IV — число доминирующих видов в порядке; V — то же, % ; VI — место порядка по числу доминирующих видов.

наиболее разнообразны роды: *Cosmarium* Ralfs (28), *Euastrum* Ehr. ex Ralfs (8) и *Closterium* Ralfs (11). Среди них многие имеют арктическое или преимущественно арктическое распространение. Десмидиевые встречаются в составе альгоценозов перифитона единично и не играют большой роли в формировании их структуры, тем более минимально их участие в формировании биомассы группировок. Хлорококковые водоросли более разнообразны в перифитоне притоков Онежского и Ладожского озер. Однако и здесь из 12 обнаруженных видов только *Sphaerocystis schroeteri* Chood. достаточно постоянен в составе альгоценозов обрастаний.

Вклад синезеленых водорослей в видовое разнообразие составил 15.3 %. В альгофлоре перифитона исследованных рек представители *Cyanophyta* по числу видов занимают 3-е место после диатомовых и зеленых — 80 видов, относящихся к 6 порядкам, 20 семействам и 28 родам. Наиболее богаты видами роды *Oscillatoria* (15), *Tolypothrix* (7), *Rivularia* и *Calothrix* (по 6). 9 родов имеют в своем составе от 2 до 5 и 16 — только по одному виду.

В каждой из исследованных рек можно выделить 3 группы синезеленых водорослей. 1-ю составляют виды *Chroococcales*, *Oscillatoriales* и частично *Nostocales* (*Anabaena*, *Aphanizomenon*), более характерные для альгофлоры озер, где они доминируют в позднелетнем планктоне. Во 2-ю группу входят водоросли, которые встречаются не только в водных, но и в наземных местообитаниях. В первую очередь это виды *Stigonema*, *Plectonema*, *Scytonema*, *Nostoc*, которые являются ценозообразующими и формируют плотные группировки в «амфибиотической» или «брызговой» зоне. К 3-й относятся типичные реофилы, главным образом из родов *Tolypothrix* и *Calothrix*.

Красные водоросли представлены всего 6 видами, 2 из них входят в доминирующий комплекс, при этом вид *Batrachospermum moniliforme* является одним из самых распространенных в перифитоне исследованных рек.

Зональные особенности альгофлоры перифитона рек Карелии

Свойственные альгофлоре перифитона исследованных рек Карелии зонально-климатические черты проявляются на различных уровнях таксономической структуры. Отмечено доминирующее положение диатомовых и зеленых водорослей и практически полное отсутствие в альгофлоре представителей отделов *Euglenophyta* и *Dinophyta*.

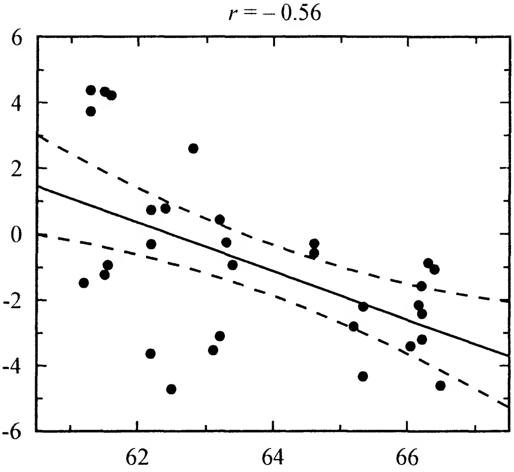


Рис. 2. Отношения *Oscillatoriales/Nostocales* для перифитона рек Карелии. По оси абсцисс — широта, град.; по оси ординат — lg(*Oscillatoriales*, N %/*Nostocales*, N %).

При оценке «географических» особенностей альгофлоры используется отношение *Cyanophyta/Chlorophyta* (Гецен, 1985). Для обсуждаемой альгофлоры оно составляет 1 : 1.3, что близко к результатам, полученным для донных альгоценозов верховьев Енисея (Левадная, 1986) и малых рек бореальной и субальпийской зоны: 0.9—2.1 (Kawecka, 1971; Johansson, 1982; Потапова, 1993; Станиславская, 1999), и заметно отличается от соотношений, характерных для фитопланктона рек (Ермолаев, 1981; Вислянская, 1990) и перифитона озер (Рычкова, 1977, 1986, 1987; Гецен, 1985; Станиславская, 1995; Анохина, 1998). Полученные нами данные, по-видимому, отражают специфику альгофлоры перифитона северных рек.

Отношение *Cyanophyta/Chlorophyta* в отдельных реках меняется, однако «широтной» зависимости при этом не обнаруживается. Это можно объяснить выравненностью климата и гидрологического режима, благодаря присутствию 3 крупных водоемов: Онежского и Ладожского озер и Белого моря, а также широкому географическому распространению водорослей.

Показательным является также отношение числа таксонов в порядках *Nostocales* и *Oscillatoriales*. В перифитоне исследованных рек превалируют ностоковые водоросли (табл. 2), ценозообразующая роль которых возрастает в водотоках Северной Карелии (рис. 2). В то же время в реках побережья Белого моря (Поньгома, Кенти, Лахна, Кереть) реже, чем в водотоках Приладожья, встречаются и не достигают высокого обилия синезеленые порядка *Oscillatoriales*. Это согласуется с данными, полученными для альгофлоры различных водоемов Севера (Holmgren, 1968; Ермолаев, Сафонова, 1971; Гецен, 1973; Никулина, 1976).

На северное положение рек указывают также набор и порядок расположения семейств (табл. 3). В перифитоне исследованных рек самое высокое положение занимают семейства, видовое разнообразие которых отражает голарктические черты флор северного полушария: *Naviculaceae* и *Desmidiaceae*. Характерным, как и для других водоемов Европейского Севера, является также высокое положение семейств *Fragilariaceae* и *Eunotiaceae*.

Сравнительная оценка роли отдельных родов в формировании таксономического разнообразия фитоперифитона показала, что оно определяется в первую очередь родами, в которых преобладают типичные прикрепленные формы (табл. 4).

ТАБЛИЦА 3

Распределение семейств по числу видов и внутривидовых таксонов в альгофлоре перифитона рек Карелии

Семейства	I	II	III	IV	V	VI
Oscillatoriaceae	19	3.6	7	3	4.3	6—9
Fragilariaceae	37	7.1	3	6	8.7	2
Eunotiaceae	30	5.7	5	9	13.0	1
Naviculaceae	80	15.3	1	1	1.4	17—30
Cymbellaceae	34	6.5	4	2	2.9	10—16
Gomphonemataceae	25	4.8	6	5	7.2	3
Desmidiaceae	59	11.3	2	0	0.0	31—64
В ведущих семействах	284	54.3		26	37.5	

Примечание. I — число таксонов; II — то же, %; III — место семейства по числу таксонов; IV — число доминирующих видов в семействе; V — то же, % ; VI — место семейства по числу доминирующих таксонов.

Основными по фитоценотическому значению родами в альгофлоре региона являются пеннатные диатомеи: *Eunotia*, *Achnanthes*, *Navicula*, *Cymbella* и *Gomphonema*, соответственно 30, 26, 34, 29 и 24 вида (58.1 %). Остальные 20 родов порядка *Raphales* содержат только 103 вида (41.9 %). 24.6 % видов от общего числа доминантов и субдоминантов группировок относятся к названным 5 родам.

Наблюдается также свойственное северным флорам преобладание числа родов с одним таксоном и значительная роль одновидовых семейств (табл. 5). Сокращение числа видов в семействах и родах объясняется и низкой минерализацией поверхностных вод.

Сравнение видового состава перифитона позволило выделить несколько групп рек (рис. 3), которые достаточно четко объединились по «географическому» признаку. Группа В2 объединяет главным образом реки Южной Карелии, характеризующиеся более высокой минерализацией и меньшей цветностью. Перифитон этих рек отличается разнообразием и обилием синезеленых водорослей порядка *Oscillatoriales*, а также галофильных и алкалифильных форм. Группа В1 включает реки Центральной Карелии, А2 — реки национального парка «Паанаярви», А1 — притоки Онежского озера. Для перифитона рек групп А1 и А2 с высокой заболоченностью водосборов характерно постоянное присутствие комплекса, включающего

ТАБЛИЦА 4

Распределение родов по числу видов и внутривидовых таксонов в альгофлоре перифитона рек Карелии

Роды	I	II	III	IV	V	VI
Fragilaria	19	3.6	8	3	4.3	5
Achnanthes	26	5.0	5	2	2.9	6—14
Eunotia	30	5.7	2	9	13.0	1
Navicula	34	6.5	1	0	0.0	44—118
Pinnularia	20	3.8	7	0	0.0	44—118
Cymbella	29	5.6	3	2	2.9	15—43
Gomphonema	24	4.6	6	4	5.8	2—4
Cosmarium	28	5.4	4	0	0.0	44—118
В ведущих родах	210	40.2		20	28.9	

Примечание. I — число таксонов; II — то же, %; III — место родов по числу таксонов; IV — число доминирующих видов в роде; V — то же, % ; VI — место рода по числу доминирующих таксонов.

ТАБЛИЦА 5

Состав семейств и родов по числу содержащихся в них видов и внутривидовых таксонов в альгофлоре перифитона рек Карелии

Число таксонов в семействе	Число семейств	%	Число таксонов в роде	Число родов	%
1	23	35.9	1	50	42.4
2—3	14	21.9	2—3	29	24.6
4—10	13	20.3	5—10	26	22.0
>10	14	21.9	>10	13	11.0
Всего	64	100	Всего	118	100

виды родов *Tabellaria*, *Eunotia*, *Pinnularia*. Кроме того, для рек Северной Карелии и национального парка «Паанаярви» отмечено постоянное присутствие и разнообразие синезеленых водорослей порядка *Nostocales* (родов *Nostoc*, *Calothrix*, *Tolypothrix*), которые в реках Южной Карелии замещаются представителями порядка *Oscillatoriales*.

Однако кластеризация рек только с использованием данных о присутствии или отсутствии видов не позволяет достаточно четко определить специфику фитоперифитона всех исследованных рек. Вызывает сомнение объединение в одном кластере рек Лахна и Падма, а также реки Лососинка с водотоками национального парка «Паанаярви», которые отличаются как по местоположению, так и гидрохимическому режиму.

Эколого-географическая характеристика фитоперифитона

Степень эколого-географической изученности водорослей различной таксономической принадлежности весьма неравномерна, что затрудняет анализ альгофлоры перифитона исследованных рек по литературным данным. Малочисленны и противоречивы сведения по хлорококковым и десмидиевым водорослям. В выяв-

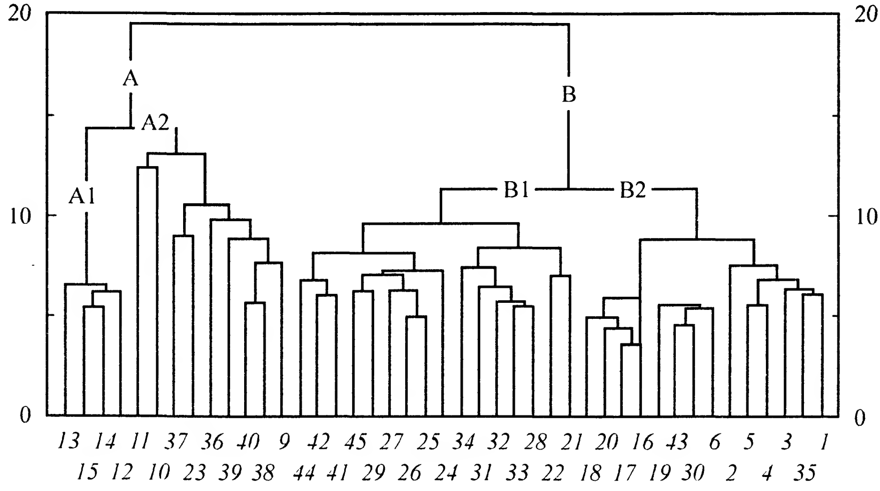


Рис. 3. Дендрограмма сходства рек Карелии по видовому составу фитоперифитона (Ward's method, Euclidian distances).

По оси абсцисс – реки (обозначения, как на рис. 1). Остальные обозначения — в тексте.

ленной альгофлоре из анализа практически выпадают обширные порядки *Stigonematales*, *Nostocales*, *Zygnematales*. В итоге почти для 30 % определенных таксонов остались неизвестными экологические и географические характеристики. Поэтому при эколого-географическом анализе альгофлоры перифитона использовались в первую очередь сведения по диатомовым водорослям.

Бóльшая часть видов (54.4 %) — евперифитонные формы. Они формируют структуру группировок фитоперифитона во всех исследованных водотоках, составляя от 31.8 до 92.8 % от общего числа встреченных видов и от 52.5 до 99.5 % от суммарной численности. Евперифитонные диатомовые составляют 61.5 %. Они представлены родами *Achnanthes*, *Cocconeis*, *Cymbella*, *Denticula*, *Epithemia*, *Eunotia*, *Gomphonema*, *Rhopalodia*, *Synedra*, *Tetracyclus* и некоторыми видами из родов *Fragilaria* и *Tabellaria* — всего 150 видов, разновидностей и форм. В доминирующий комплекс входят 27 таксонов. Из них 15 видов имеют встречаемость более 20 %. Кроме того, относительное обилие еще 19 видов в отдельных пробах превышало 10. Среди синезеленых водорослей встречено 29 видов, типичных для обрастаний, 10 таксонов входят в доминирующий комплекс видов: *Stigonema mamillosum*, *Hapalosiphon fontinalis*, *Capsosira brebissonii*, *Nostoc coeruleum*, *N. commune*, *N. verrucosum*, *Scytonema ocellatum*, *Tolypothrix saviczii*, *T. tenuis*, *Calothrix gypsophylla*, *C. ramenskii*, *Rivularia dura*. Прикрепленные зеленые, преимущественно нитчатые формы, насчитывают 20 видов; доминируют *Cladophora glomerata*, *Ulothrix zonata*, *U. tenuissima*, *Draparnaldia plumosa*, *Chaetophora elegans*, *Coleochaete scutata* и представители родов *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Oedogonium*, *Bulbochaete* и *Zygnema*, не определенные нами до вида.

Флористическое своеобразие перифитона рек состоит в том, что кроме евперифитонных форм в группировках постоянно присутствуют планктонные (29.8 %) и донные водоросли (17.8 %). Однако только в перифитоне рек Лижма и Сяпся, имеющих озерность соответственно 20.4 и 19.4 %, а также в реке Оланга на участках, расположенных ниже оз. Паанаярви, относительное обилие планктонных видов превышало 20 %.

Диатомовые — одна из ведущих групп северного фитопланктона, доминирующего во всех типах водоемов, поэтому не удивительна их роль в формировании аллохтонной составляющей в альгофлоре перифитона. Среди диатомовых планктонные виды составляют 11.0 %; это в основном представители родов *Aulacosira* и *Cyclotella* (соответственно 6 и 7 таксонов) и некоторые виды рода *Fragilaria*. Большинство из 19 видов центрических диатомей встречались в обрастаниях единично, а в доминирующий комплекс входили лишь *Aulacosira italica* и *A. islandica*, которые преобладали в фитопланктоне проточных озер. Более заметна в альгоценозах обрастаний роль планктонных пеннатных диатомей из семейств *Fragilariaceae* и *Tabellariaceae*: *Fragilaria capucina*, *Asterionella formosa* и *Tabellaria fenestrata*.

Особый интерес представляют синезеленые планктонные водоросли родов *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*, *Gloeotrichia* и *Oscillatoria*, так как в водоемах умеренной зоны они чаще всего бывают возбудителями «цветения». Они типичны для позднелетней альгофлоры перифитона исследованных рек. На участках, расположенных ниже проточных, особенно мезотрофных озер, их численность и биомасса могут достигать 80 % от суммарной (Komulaynen, 2002).

Большинство бентосных форм это диатомовые водоросли. В количественных пробах определено 70 видов диатомовых, относящихся главным образом к родам *Navicula* (34 таксона), и *Pinnularia* (20), но бóльшая часть не достигает высокого обилия и только *Frustulia rhomboides* отнесена нами к доминантам.

Положение на шкале галобности известно для 303 таксонов водорослей, подавляющее большинство которых относится к олигогалобам. Среди них преобладают индифференты, на долю которых приходится от 46.2 до 81.6 % от общего числа видов определенных в перифитоне рек.

Галофилы и галофобы, значительно менее разнообразны, составляя соответственно 9.6 и 13.9 % от общего числа таксонов. Из 29 видов-галофилов лишь 6 доминируют в фитоперифитоне. Это синезеленые планктонные и вторичнопланктонные формы *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria agardhii*, *O. limosa*, *O. tenuis* и прикрепленные *Fragilaria pinnata*, *Epithemia turgida* и *Cladophora glomerata*, характерные преимущественно для водотоков Южной Карелии с более высокой минерализацией (реки Заонежского п-ова).

Наиболее характерными галофобными видами, предпочитающими очень низкую минерализацию (до 0.02 г · л$^{-1}$), являются *Tabellaria fenestrata* и *T. flocculosa*. Именно благодаря их доминированию относительное обилие галофобных видов в перифитоне большинства исследованных рек превышает 20 %. Среди синезеленых галофобы малочисленны. В исследованных водотоках обращает на себя внимание *Hapalosiphon fontinalis*, доминирующий в перифитоне рек Лижма и Койтойоки.

Среди индикаторов pH среды в перифитоне также преобладают индифференты — 57.2 % таксонов. Алкалифилы и ацидофилы составляют соответственно 22.9 и 19.2 %. Алкалифилы представлены в основном диатомеями, из которых в состав доминирующего комплекса входят 8 видов: *Fragilaria capucina*, *F. intermedia*, *F. virescens* var. *virescens*, *Synedra ulna*, *Hannaea arcus*, *Cocconeis placentula*, *Epithemia turgida*. Их разнообразие и обилие увеличиваются в менее гумифицированных реках с более высокой минерализацией — Лососинка, Сяпся, Падма, Оланга, Селкайоки. Из ацидофилов встречены обычные обитатели болот и торфяников (Штина и др., 1981) — *Closterium*, *Euastrum*, *Cosmarium* и *Eunotia*. Доминантами альгоценозов обрастаний являются *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Fragilaria virescens*, *Eunotia gracilis*, *E. lunaris*, *E. pectinalis* var. *minor*, *E. praerupta* var. *bidens*, *E. sudetica*, *Frustulia rhomboides*, *Gomphonema angustatum*. Причем, благодаря высокой встречаемости и частоте доминирования ацидофилов по сравнению с индифферентами они, как правило, определяют структуру фитоперифитона в большинстве рек.

Основу альгофлоры перифитона исследованных рек составляют широко распространенные виды и космополиты — 48.3 % таксонов; 34.6 % являются бореальными и 17.1 % — арктоальпийскими видами. 80.0 % синезеленых водорослей — космополиты, из них *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Tolypothrix tenuis*, *Oscillatoria agardhii*, *O. amphibia* и *O. limosa* входят в доминирующий комплекс. Бореальные виды среди синезеленых водорослей, за исключением *Hapalosiphon fontinalis*, не достигают высокой численности и встречаются в альгоценозах спорадически. Космополиты разнообразны и среди зеленых и диатомовых водорослей, но из зеленых в доминирующий комплекс входят только бореальные виды — *Ulothrix zonata*, *Microspora amoena* и *M. tenerrima*. Бореальные виды, составляющие 46.9 %, играют ведущую роль и среди диатомовых водорослей, при очень высоком содержании арктоальпийских форм — 22.9 %. Из 85 бореальных видов диатомей относительного обилия более 10.0 % достигали *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria intermedia*, *Eunotia sudetica*, *Cocconeis placentula*, *Achnanthes linearis*, *Cymbella affinis*, *Gomphonema angustatum*, *G. constrictum*, *G. parvulum*, *Epithemia turgida*. Из 48 арктоальпийских диатомей высокое обилие отмечено у *Aulacosira islandica*, *Tabellaria flocculosa*, *Fragilaria virescens*, *Hannaea arcus*, *Eunotia pectinalis* var. *minor*, *E. praerupta* var. *bidens*, *E. veneris*, *Frustulia rhomboides*, *Didymosphenia geminata* и *Gomphonema ventricosum*.

Доминирующий комплекс видов

Основа фитоперифитона в исследованных реках сформирована относительно небольшим количеством видов. Своеобразие структуры водорослевых обрастаний, заключается в том, что они сформированы видами, заметно различающимися по размеру: от нескольких микрон до нескольких сантиметров. Поэтому списки видов, доминирующих по численности и биомассе, заметно различаются. К видам, доминирующим по численности, отнесено 69 видов, или 17.6 %, из определенных в количественных пробах. Однако реально структуру фитоперифитона в реках определяет еще более ограниченное число видов, которые образуют более 10 % от суммарной численности и биомассы фитоперифитона, формируемой в конкретных реках (табл. 6). В исследованных водотоках доминирующие комплексы включают от 5 до 20 таксонов, т. е. не более 15 % от выявленного видового состава. В то же время, подавляющее большинство водорослей, определенных в перифитоне, — единичные формы с низкими показателями численности. При этом 147 видов, или 37.4 %, были зарегистрированы только на одной и 68, или 17.3 %, на двух станциях. Главным образом это бентосные и планктонные виды. Кроме того, ограниченное распространение имеют многие арктоальпийские виды.

Систематическая и ценотическая структуры доминирующего комплекса несколько отличаются от структуры альгофлоры в целом. В доминирующем комплексе по численности разнообразнее представлены синезеленые и красные водоросли, а в формировании биомассы более заметна роль зеленых, главным образом нитчатых водорослей.

Несмотря на это, диатомовые водоросли, которые являются не только флористически самой разнообразной группой, но и постоянно преобладают количественно, сохраняют свою руководящую роль в формировании структуры группировок фитоперифитона. Поэтому, при кластерном анализе, когда используются данные о численности таксонов, объединяются реки, имеющие в первую очередь сходный состав диатомового комплекса видов (рис. 4).

В первой группе (реки Южной Карелии) в перифитоне обильны центрические диатомеи родов *Melosira* и *Aulacosira* (В). В реках, объединенных в группу «А», ведущую роль играют *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*. И только группа «а» объединяет реки с высокой цветностью, в перифитоне которых доминирует *Batrachospermum moniliferum*.

Следует отметить, что в доминирующем комплексе диатомовых водорослей ведущие позиции в ценозообразовании принадлежат не тем надвидовым таксонам, которые определяют видовое богатство альгофлоры. Нередко группы доминантов и субдоминантов представлены видами из маловидовых родов. Среди диатомей к таким родам относятся *Tabellaria*, *Hannaea*, *Cocconeis*, *Didymosphenia*, представители которых чаще других составляли основу группировок перифитона. Особенно заметную роль играет *Didymosphenia geminata*, которая, благодаря крупному размеру клеток, в некоторых случаях даже в присутствии нитчаток может составлять до 90 % от суммарной биомассы группировок.

Самыми распространенными видами являются *Tabellaria fenestrata* и *T. flocculosa*, которые присутствуют в альгофлоре почти всех исследованных участков и во все годы наблюдения. Этому благоприятствует поступление болотных гумифицированных слабокислых вод, которые отличаются повышенной цветностью и содержанием железа. Среди диатомовых порядка *Araphales*, определяющих видовое богатство, представители родов *Navicula* и *Pinnularia* редко достигают высокой численности, в то время как роды *Cymbella*, *Eunotia*, *Achnanthes* и *Gomphonema* со-

ТАБЛИЦА 6

Виды, доминирующие в перифитоне рек (D_{rv}) и отдельных станций (D_{st})

Виды	D_{st}(N)			D_{rv}
	pF	DF	Dt	
Cyanophyta (19)				
Microcystis aeruginosa Kütz.	5.4	2.0	37.5	N
Stigonema mamillosum (Lyngb.) Ag.	15.4	2.7	17.4	N
Hapalosiphon fontinalis (Ag.) Born.	2.7	0.7	26.0	N
Capsosira brebissonii Kütz.	8.7	4.7	53.8	N
Nostoc coeruleum Lyngb.	8.1	0.7	8.3	N
N. commune Vauch.	4.7	0.7	14.3	N
N. verrucosum Vauch.	8.1	0.7	8.3	
Anabaena spiroides Kleb.	1.3	0.7	50.0	
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs	1.3	0.7	50.0	
Scytonema ocellatum Lyngb.	2.0	0.7	33.3	N
Tolypothrix saviczii Kossinsk.	8.1	2.0	25.0	N
T. tenuis Kütz.	16.1	2.0	12.5	N
Calothrix gypsophila (Kütz.) Thur.	14.1	4.7	33.3	N
C. ramenskii Elenk.	2.7	0.7	25.0	
Rivularia dura Roth	2.0	0.7	33.3	
Oscillatoria aghardii Gom.	16.8	2.7	16.0	N
O. ambigua Ag.	2.7	0.7	26.0	
O. limosa Ag.	3.4	1.3	40.0	
O. tenuis Ag.	4.0	1.3	33.3	NB
Chrysophyta (1)				
Dinobryon divergens Imhof.	7.4	0.7	9.1	
Bacillariophyta (32)				
Melosira undulata (Ehr.) Kütz.	8.1	4.0	50.0	NB
Aulacosira islandica (O. Müll.) Simonsen	12.8	0.7	5.3	
A. italica (Ehr.) Kütz.	36.9	0.7	1.8	
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz.	63.8	17.4	27.4	NB
T. flocculosa (Roth) Kütz.	85.9	49.0	57.0	NB
Fragilaria capucina Desm.	14.8	5.4	36.4	N
F. intermedia Grun.	4.7	0.7	14.3	
F. virescens Ralfs var. *virescens*	7.4	2.0	27.3	
Asterionella formosa Hass.	3.4	0.7	20.0	N
Synedra ulna (Nitzsch.) var. *ulna*	56.4	2.7	4.8	NB
Hannaea arcus (Ehr.) Kütz. var. *arcus*	19.5	0.7	3.4	
Eunotia arcus Ehr.	2.7	0.7	26.0	
E. gracilis (Ehr.) Rabenh.	3.4	0.7	20.0	
E. lunaris (Ehr.) Grun.	20.1	0.7	3.3	
E. pectinalis Kütz. var. *pectinalis*	47.0	10.7	22.9	NB
E. pectinalis var. *minor* (Kütz.) Rabenh.	34.9	3.4	9.6	
E. pectinalis var. *ventralis* (Ehr.) Hust.	19.5	3.4	17.2	NB
E. praerupta var. *bidens* (W. Sm.) Grun.	12.1	0.7	5.6	
E. sudetica O. Müll.	14.8	0.7	4.5	
E. veneris (Kütz.) O. Müll.	11.4	2.0	17.6	N
Cocconeis placentula Ehr. var. *placentula*	40.9	13.4	32.8	NB
Achnanthes linearis (W. Sm.) Grun.	9.4	0.7	7.1	
A. minutissima var. *minutissima* Kütz.	55.0	23.5	42.7	N
Frustulia rhomboides (Ehr.) D. T.	47.7	2.0	4.2	NB

ТАБЛИЦА 6 (*продолжение*)

Виды	D_{st}(N)			D_{rv}
	pF	DF	Dt	
Cymbella affinis Kütz.	26.8	2.0	7.5	N
C. ventricosa Kütz.	31.5	0.7	2.1	
Didymosphenia geminata (Lyngb.) M. Sc.	21.5	2.7	12.5	NB
Gomphonema angustatum (Kütz.) Rabenh.	8.7	0.7	7.7	
G. constrictum Ehr. var. *constrictum*	30.9	4.0	13.0	
G. parvulum (Kütz.) Grun. var. *parvulum*	38.9	3.4	8.6	
G. ventricosum Greg.	7.4	0.7	9.1	
Epithemia turgida (Ehr.) Kütz.	7.4	0.7	9.1	NB
Chlorophyta (15)				
Ulothrix tenuissima Kütz.	3.4	0.7	20.0	B
U. zonata Kütz.	16.8	1.3	8.0	
Microspora amoena (Kütz.) Rabenh.	8.7	2.7	30.8	B
M. pachyderma (Wille) Lagerh.	2.7	1.3	50.0	
M. stagnorum Kütz.	1.3	0.7	50.0	
M. tenerrima Kütz.	6.7	1.3	20.0	
Chaetophora elegans (Roth) Ag.	6.0	0.7	11.1	
Draparnaldia plumosa (Vauch.) Ag.	2.7	0.7	25.0	B
Coleochaete scutata Breb.	2.0	0.7	33.3	
Bulbochaete sp.	18.8	2.0	10.7	NB
Oedogonium sp.	33.6	5.4	16.0	NB
Cladophora glomerata (L.) Kütz.	5.4	0.7	12.5	NB
Spirogyra sp.	19.5	6.0	31.0	NB
Zygnema sp.	32.9	10.7	32.7	NB
Mougeotia sp.	39.6	2.7	6.8	NB
Rhodophyta (2)				
Audouinella hermannii (Roth) Duby	7.4	0.7	9.1	
Batrachospermum moniliforme Roth	39.6	20.8	52.5	NB

Примечание. N — вид доминирует по численности, B — вид доминирует по биомассе, остальные обозначения объяснены в тексте статьи.

держат 17 видов, доминирующих по численности, или 24.6 % от входящих в доминирующий комплекс. Особо следует подчеркнуть роль рода *Eunotia*. Несмотря на то что большинство из 30 определенных видов, как правило, не играют заметной роли в формировании суммарной численности и биомассы, они достаточно постоянны и определяют «физиономические» особенности структуры перифитона в реках региона, для которых характерна высокая заболоченность водосборов.

Синезеленые водоросли, доминирующие по численности, почти поровну распределены между планктонными и евперифитонными формами. Среди первых виды, в массе развивающиеся в позднелетнем планктоне озер и поэтому составляющие основу аллохтонной фракции в перифитоне: *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria agardhii*, *O. ambigua*, *O. limosa*. Из типичных обрастателей наиболее постоянны в альгоценозах: *Stigonema mamillosum*, *Nostoc coeruleum* и *Tolypothrix tenuis*.

Биомасса фитоперифитона в исследованных реках сформирована в первую очередь видами, с нитчатой структурой таллома. Это *Ulothrix zonata*, *Bulbochaete* sp., *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp., *Zygnema* sp., *Mougeotia* sp., имеющие встречаемость

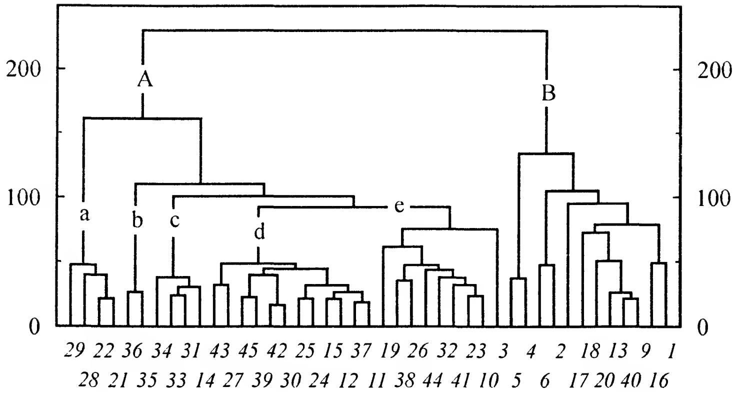


Рис. 4. Дендрограмма сходства рек по относительной численности видов в фитоперифитоне (Ward's method, Euclidian distances).

По оси абсцисс — реки (обозначения, как на рис. 1 и 3). Остальные обозначения — в тексте.

от 28 до 71 %. Большое значение играет их способность образовывать скопления на и над субстратом, что увеличивает площадь поверхности субстрата и способствует формированию вторичной епифлоры. Поэтому не случайно, что именно обилие зеленых водорослей определяет объединение рек при кластеризации с использованием данных по биомассе (рис. 5). В перифитоне некоторых рек доминирующие по биомассе виды четко выражены: в группе «А» это *Zygnema* spp., в группе «а» — *Mougeotia* spp., а в группе «b» — *Ulothrix zonata*. Группа «с» включает реки, где биомасса фитоперифитона не столь однообразна. Здесь в состав доминирующего по биомассе комплекса видов входят как зеленые нитчатые водоросли (кроме выше названных видов это *Oedogonium* spp., *Cladophora glomerata*, *Draparnaldia plumosa*, *Microspora amoena*), так и диатомеи. Следует однако отметить, что большинство из доминирующих нитчатых зеленых водорослей относятся к «повсеместно распространенным» (Рундина, 1998) таксонам, типичным для олиготрофных водоемов бореальной зоны. Их доминирование в перифитоне исследованных рек подчеркивает схожесть условий формирования альгофлоры, а отличия, по-видимому, определяются некоторыми различиями в сроках отбора проб.

Из малоразнообразных красных водорослей основным ценозообразователем является *Batrachospermum moniliforme*, встреченный на трети станций и имеющий высокий коэффициент доминирования (DF = 20.8, Dt = 52.7 %).

Эколого-географические спектры доминирующего комплекса также несколько отличаются от описывающих альгофлору в целом. В составе доминирующего комплекса более разнообразны евперифитонные формы, при сохранении структуры географического спектра отмечается увеличение доли галофобных и ацидофильных форм.

Выводы

1. Для фитоперифитона рек Карелии характерно преобладание диатомовых водорослей, среди которых наиболее разнообразны представители порядков *Araphales* и *Raphales* (96 % от числа определенных диатомей).
2. К югу увеличивается количество видов, требовательных к содержанию фосфора и азота. Поэтому характерным является увеличение обилия водорослей порядка *Oscillatoriales* по сравнению с *Nostocales*.

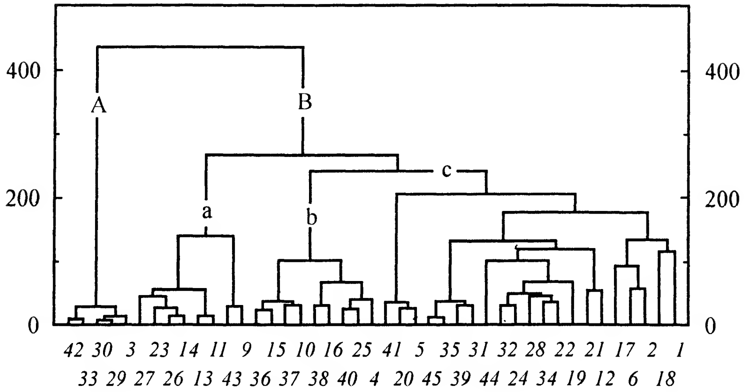


Рис. 5. Дендрограмма сходства рек по относительной биомассе видов в фитоперифитоне (Ward's method, Euclidian distances).

По оси абсцисс — реки (обозначения, как на рис. 1, 3 и 4). Остальные обозначения — в тексте.

3. Эколого-географический анализ фитоперифитона в реках Карелии показал, что структуру группировок определяют типичные прикрепленные формы; низкая минерализация рек объясняет высокое разнообразие индифферентных по отношению к солености видов; при обычном для гумифицированных вод преобладании индифферентов довольно многочисленна группа ацидофилов; перифитон рек Карелии носит ярко выраженные черты холодолюбивой флоры, а достаточно большая вытянутость территории с юга на север определяет разное соотношение между бореальными, арктоальпийскими и широкораспространенными видами в альгофлоре отдельных рек.

4. Структура доминирующего комплекса достаточно постоянна и сформирована небольшим количеством видов.

5. Большинство видов, доминирующих по численности — диатомовые водоросли. В реках с высокой цветностью заметную роль в формировании альгоценозов играет *Batrachospermum moniliforme* (*Rhodophyta*).

6. Эколого-географические спектры доминирующего комплекса несколько отличаются от рассчитанных для альгофлоры в целом: при сохранении структуры географического спектра отмечается увеличение доли евперифитонных и галофобных форм.

Таким образом, структура фитоперифитона, с одной стороны отражает географическое положение водосборов исследованных рек, а с другой — зависит от высокодинамичных условий, характерных для малых рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анохина Л. Е. Структурные характеристики фитоперифитона и микрофитобентоса разнотипных озер. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 23 с.

Вислянская И. Г. Фитопланктон притоков Онежского озера // Притоки Онежского озера. Петрозаводск, 1990. С. 44—63.

Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти / Под ред. В. И. Кухарева. Петрозаводск, 1995. С. 47—60.

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. Бассейн р. Лижмы (Кедрорека, Тарасмозеро) // Альгология. 2000. Т. 10. № 1. С. 63—65.

Гецен М. В. Водоросли бассейна Печоры (Состав и распространение). Л., 1973. 147 с.

Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 165 с.

Ермолаев В. И. Фитопланктон р. Пясина // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск, 1981. С. 16—29.

Ермолаев В. И., *Сафонова Т. А.* Водоросли рода *Dinobryon* Ehr. (*Chryzophyta*) водоемов Таймыра // Бот. журн. 1971. Т. 59. № 4. С. 556—560.

Комулайнен С. Ф. Водная и прибрежная растительность притоков Онежского озера // Лососевые нерестовые реки Онежского озера. Л., 1978. С. 14—31.

Комулайнен С. Ф. Перифитон в реках Паанаярвского национального парка // Природа и экосистемы Паанаярвского национального парка. Петрозаводск, 1995а. С. 126—138.

Комулайнен С. Ф. Перифитон реки Кенти // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск, 1995б. С. 47—60.

Комулайнен С. Ф. Перифитон рек Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск, 1996. 39 с.

Комулайнен С. Ф. Перифитон // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. Петрозаводск, 1998. С. 155—157.

Комулайнен С. Ф. Перифитон // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на Карельском побережье Белого моря. Петрозаводск, 1999. С. 114—131.

Комулайнен С. Ф. Перифитон // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Заонежский полуостров. Петрозаводск, 2000а. С. 175—178.

Комулайнен С. Ф. Перифитон // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Северное Приладожье. Петрозаводск, 2000б. С. 313—318.

Комулайнен С. Ф. Перифитон // Инвентаризация и изучение биологического разнообразия на территории центральной Карелии. Петрозаводск, 2001. С. 170—177.

Комулайнен С. Ф. Структура и функционирование фитоперифитона в реках национального парка Паанаярви // Природа национального парка «Паанаярви». Петрозаводск, 2003. С. 124—129.

Комулайнен С. Ф., *Круглова А. Н.*, *Хренников В. В.*, *Широков В. А.* Гидробиологический режим типичных нерестово-вырастных участков реки Лижма (бассейн Онежского озера) // Вопросы лососевого хозяйства на Европейском Севере. Петрозаводск, 1987. С. 70—75.

Комулайнен С. Ф., *Круглова А. Н.*, *Хренников В. В.*, *Широков В. А.* Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек. Петрозаводск, 1989. 41 с.

Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск, 1986. 286 с.

Никулина В. Н. Первичная продукция и альгологические исследования некоторых рек Ленинградской области с разной степенью сапробности // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976. С. 18—43.

Потапова М. Г. Экология водорослей рек Охотско-Колымского нагорья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1993. 25 с.

Порк М. Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) озер Эстонской ССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1967. 27 с.

Прошкина-Лавренко А И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды. Л., 1953. 290 с.

Рундина Л. А. Зигнемовые водоросли России (*Chlorophyta*: *Zygnematophyceae*, *Zygnematales*). СПб., 1998. 351 с.

Рычкова М. А. Перифитон Онежского озера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Одесса, 1977. 25 с.

Рычкова М. А. Водоросли обрастания озера Ильмень // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 5. С. 24—26.

Рычкова М. А. Перифитон и его продуктивность // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л., 1987. С. 116—118.

Станиславская Е. В. Состав и продуктивность водорослей перифитона разнотипных озер. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 24 с.

Станиславская Е. В. Состав и структура биомассы растительного перифитона Вуоксинской озерно-речной системы // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1999. С. 175—176.

Стенина А. С. Первые сведения о пресноводной флоре диатомовых водорослей бассейна реки Кара (Полярный Урал) // Споровые растения Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. С. 12—22.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын (Анадырский район) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1622—1628.

Ширшов П. Н. Сравнительный очерк ценозов реофильных водорослей реки Туломы и некоторых других водоемов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. Споровые раст. 1993. Вып. 1. С. 65—92.

Штина Э. А., *Антипина Г. С.*, *Козловская Л. С.* Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л., 1981. 269 с.

Шубина В. Н. Гидробиология лососевой реки Северного Урала. 1986. Л., 158 с.

Eloranta P., *Kunnas S.* Periphyton accumulation and diatom communities on artificial substrates in recipients of pulp mill effluents // Biol. Res. Repts. Univ. Lyväskyla. 1982. Vol. 9. P. 19—32.

Foged N. The freshwater diatoms from Spittsbergen // Univ. forlaget. Oslo, 1964. Vol. 11. 204 p.

Foged N. The freshwater diatom of the Varanger Peninsula, North Norway // Acta Borealia. 1968. Vol. 25. 65 p.

Hilliard D. K. Notes on the phytoplankton of Kariuk lake, Kodiak Island, Alaska // Can. Field.-Natur. 1959. Vol. 73. P. 135—143.

Holmgren S. K. Phytoplankton production in a lake north of the Arctic Circle // Fil. Lic. Thesis. Uppsala, 1968. 145 p.

Johansson C. Attached algal vegetation in running waters of Jämtland, Sweden // Acta Phytogeogr. Suec. 1982. Vol. 71. P. 1—80.

Kawecka B. Zonal distribution of algal communities in streams of the Polish High Tatra Mts. // Acta Hydrobiol. 1971. Vol. 13. N 4. P. 393—414.

Kawecka B. Sessile algae in European mountain streams. 1. The ecological characteristics of communities // Acta Hydrobiol. 1980. Vol. 22. N 4. P. 361—420.

Kawecka B., *Eloranta P.* Communities of sessile algae in some small streams of Central Finland. Composition of the algae of the high mountains of Europe and those of its northern regions // Acta Hydrobiol. 1987. Vol. 29. N 4. P. 403—415.

Kolbe R. R. Über Enischlussmittel für Diatomeen. Ztschr. wissensch // Mikr. Microsc. Technik. 1927. Bd 44. P. 196—211.

Komulaynen S. Periphytic diatoms in small rivers in North-Western USSR // Proc. 10th Diatom Symposium. Koenigstein, 1990. P. 545—552.

Komulaynen S. Communities of sessile algae in rivers flowing into lake Ladoga // Proc. 2nd Lake Ladoga Symposium. Joensuu, 1997. P. 203—206.

Komulaynen S. Climate changes and some peculiarities of periphyton development in streams // Climate and waters. Helsinki, 1998. P. 527—532.

Komulaynen S. Features of periphyton in some rivers of north-western Russia // Verb. Inst. Ver. theor. und angew. Limnol. Stuttgart, 2002. Vol. 27. N 5. P. 3159—3161.

Lindstrøm E. A., *Johansen S. W.* Factors controlling periphyton grows in rivers of low nutrient content. Experiments with nutrient-diffusing substrates in 1994 // Newsletter. Nitrogen from mountains fjord. Oslo, 1995. P. 15—17.

Lindstrøm E. A., *Traaen T. S.* Influence of current velocity on periphyton distribution and succession in a Norwegian soft water river // Verb. Inst. Ver. theor. und angew. Limnol. 1984. Vol. 22. N 3. P. 1965—1972.

Merilainen J. The diatom flora and the hydrogen-ion concentration of the water // Ann. Bot. Fennici. 1967. Vol. 4. P. 51—58.

Prescott G. W. Ecology of freshwater algae in the Arctic // Rec. Adv. Bot. (Montreal). 1959. Vol. 1. P. 201—207.

Sheath R. G., *Munawar M.* Phytoplankton composition of a small subarctic lake during summer // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. N 19. P. 2240—2246.

SUMMARY

The taxonomic structure of phytoperiphyton in 43 rivers of Russian Karelia is described on the base of results of long-term surveys. In total, 118 genera and 522 species were identified from different substrates, belonging to *Cyanophyta* (80 species), *Bacillariophyta* (320), *Chlorophyta* (107) and other groups (15). The species compositions and relative species abundance are compared; the role of superspecific taxa in the formation of attached algal communities is evaluated. Most of the mass algae species are typical of cold water oligotrophic basins. Northern features inherent in the periphyton algal flora are observed on various levels of the taxonomic analysis. The taxonomic structure of the periphyton displays tendency for the concentration of inter- and intraspecific taxa in a small number of genera and families. The patterns in the spatial dynamics of the phytoperiphyton related to the geographical position and river catchment morphometry are discussed. The taxonomic diversity derives primarily from the dominance of the genera with attached forms. Structure of allochtonic algal flora changes in dependence on the number of lakes, their morphometry and trophic status. As a result, in addition to euperiphytonic forms, planktonic and benthic algae have also been found in the periphyton. Species indifferent to total mineralization and pH predominate in the attached communities.

УДК 56.017.2

© Л. Ю. Буданцев

К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ ДЕНДРОФЛОРЫ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

L. Yu. BUDANTSEV. ON PALEONTOLOGICAL HISTORY OF THE DENDROFLORA IN THE NORTH-EASTERN ASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 18.09.2003

На основе сравнительно-таксономического анализа палеогеновых и неогеновых флор северо-востока Азии (низовья р. Лены, Корякия, Камчатка, Хабаровский и Приморский края) делается попытка проследить во времени появление и распространение родов и видов древесных растений, больше или меньше связанных с их вероятными современными аналогами. Выявлена высокая степень преемственности в составе палео- и неофлоры в регионе на фоне постепенной утраты в последней большого числа семейств и родов — преимущественно термофильных растений, связанной с неуклонным похолоданием климата и вековыми изменениями в палеогеографии суши и моря в регионе, эволюционными процессами.

Ключевые слова: палеоген, неоген, палеофлора, таксономия, Берингия.

Формирование современных региональных флор как совокупностей таксонов разного ранга на данной территории тесно связано с историческими процессами развития флоры в предшествующие геологические эпохи. Систематический состав палеофлор на разных возрастных стадиях претерпевал существенные изменения, но постепенно, особенно на родовом уровне, приближался к составу современных флористических комплексов. В то же время пространственное распределение конкретных таксонов и растительных формаций могло сильно отличаться от их современного состояния из-за вековых изменений палеогеографии суши и моря, климата, миграций растений, естественного вымирания и нового формообразования. Тем не менее родственные связи ныне живущих и ископаемых таксонов могли сохраняться долгое время, исчисляемое миллионами и десятками миллионов лет. Так, в современной дендрофлоре Камчатки в условиях холодно-умеренного климата еще удерживаются некоторые третичные реликты: виды из родов *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Juniperus*, *Myrica*, *Betula*, *Alnus*, *Chosenia*, отдельные виды *Salix*, *Sorbus*, *Padus*, всего около 20 видов. Почти все перечисленные роды существовали в этом регионе уже в палеогене, хотя их современная видовая диверсификация связана с более поздними эпохами.

Документированные палеонтологическими остатками сведения о вероятных предках современных растений заняли важное место при описании семейств и родов во «Флоре СССР». В настоящее время в результате монографического изучения и описания ряда крупных региональных палеофлор и отдельных систематических групп высших растений появилась возможность предпринять новую попытку фитопалеонтологического анализа таксонов, слагающих флору на современном этапе.

Современная наземная флора, как известно, характеризуется господством цветковых растений. Начало ее формирования можно уверенно отнести ко второй половине мелового периода — началу палеогена. Но филогенетические связи предков современных естественных таксонов в меловом периоде улавливаются еще очень слабо. С началом же палеогена, как будет показано ниже, эти связи более определенны и зримы на большом числе конкретных таксонов.

Северо-восток Азии, включая российский Дальний Восток, в настоящее время является одним из немногих регионов в Северной Азии, наиболее полно изученных в палеоботаническом отношении. Благодаря крупным палеофлористическим исследованиям, в том числе монографического плана, выполненным в последние годы, завершено изучение и описание таксонов богатых комплексов ископаемых растений в низовьях р. Лены (Буданцев, Озеров, 2001), Корякском нагорье (Головнева, 1994), Западной и Восточной Камчатке, Командорских островах (Челебаева, 1976, 1978, 1988, 1991, 1997; Фотьянова, 1976; Буданцев, 1983, 1997, 1999, 2000, 2003; Аблаев, 1985), на Сахалине (Фотьянова, 1988; Кодрул, 1999), в Приморье (Ахметьев, 1973; Байковская, 1974; Аблаев, 2000, 2001; Аблаев, Васильев, 1998; Аблаев и др., 1994; Павлюткин, 2002), Зее-Буреинском бассейне (Федотов, 1980) и некоторых других.

Критический список растений региональных палеофлор разных геологических эпох, составленный по перечисленным выше работам, включает, как правило, действительно обнародованные «хорошие» таксоны по остаткам листьев, плодов, цветков, макро- и микростробилов, облиственных побегов хвойных. Кроме того, в него вошли изученные и описанные мною, но пока не опубликованные таксоны раннепалеогеновых растений из местонахождений на Западной Камчатке.

Кайнозойские флористические комплексы с преобладанием цветковых, преимущественно древесно-кустарниковых растений, образуют почти непрерывный во времени ряд от раннего палеоцена до плиоцена, включительно.

В составе палеофлоры кайнозоя выявлено около 600 из многих десятков родов высших растений. Современная дендрофлора региона насчитывает около 400 видов деревьев, кустарников и деревянистых лиан из 78 родов и 31 семейства (Воробьев, 1968; Воробьев и др., 1974). Благодаря более благоприятным климатическим условиям доледниковых эпох ископаемая флора была в целом объективно богаче и разнообразней современной. В то же время современная флора отражает разную скорость таксономической диверсификации во многих систематических группах, представленных здесь в разные геологические эпохи: сокращается число одних таксонов и увеличивается разнообразие других (табл. 1).

Палеофлора на северо-востоке Азии в палеогене и неогене имела слабо выраженный зональный характер, мало отличаясь по составу растений на севере (60—65° с. ш.) и юге (40—45° с. ш.) региона. Она входила в состав Бореальной палеофлористической области и относилась к двум фитохориям в ранге провинций: азиатскому сектору Берингийской амфипацифической провинции на севере региона (Камчатка, Корякское нагорье, низовья р. Лены) и Сахалинско-Японской — на юге (Приамурье, Приморье, Сахалин, север Японии). Растительность относилась в целом к теплому, теплоумеренному, умеренному мезофильным типам с преобладанием хвойных и широколиственных древесных пород.

Беренгийский мост суши, расположенный в зоне теплоумеренного и умеренного климата, долгое время, начиная с раннего мела, связывал Азию с Северной Америкой. Через него в разные отрезки геологического времени проходили миграционные потоки растений в обоих направлениях. В позднем мелу—начале палеогена, вслед за осушением Мексиканско-Бореального пролива на западе Северной Аме-

ТАБЛИЦА 1

Число таксонов ископаемых
и современной дендрофлор на северо-востоке Азии

Таксоны древесных растений	Дендрофлоры		
	палеогеновая	неогеновая	современная*
Семейства	48	49	31(45)
Роды	168	99	78(116)
Виды	335	314	394(474)

Примечание. * В скобках, включая кустарнички и полукустарнички.

рики, преобладало, очевидно, азиатско-американское направление миграций, приведшее к почти циркумбореальному распространению древнеарктического типа умеренной палеофлоры (Буданцев, 1986). На юге региона в палеогене сахалино-японская флора испытывала заметное влияние элементов непосредственно азиатского происхождения. Различая между палеогеновыми флористическими комплексами обеих провинций заметны в основном на видовом, меньше — на родовом уровнях, составе флородоминантов и габитуальном облике ископаемых растений (Буданцев, 1983, 1986).

В конце раннего—среднем эоцене с наступлением эпохи палеогенового климатического оптимума во флорах обеих провинций произошли существенные изменения. В берингийские флоры внедрилось большое число теплолюбивых растений американского, а в сахалинско-приморские — преимущественно азиатского происхождения. Наиболее контрастно эти изменения проявились в чемурнаутской флоре на Западной Камчатке, тастахской на севере Якутии и райчихинской в Зее-Буреинской впадине Приамурья. Эти флоры приняли теплоумеренный или даже субтропический облик со значительным участием вечнозеленых растений.

В позднем эоцене во флорах названных провинций доминирующее положение снова заняли листопадные древесно-кустарниковые растения умеренно-мезофильного типа, хотя небольшое число термофильных растений зафиксировано в иргирнинской флоре на западе Камчатки (Буданцев, 1997), в найбутинских флористических комплексах на Сахалине (Кодрул, 1999) и в смоляниновской флоре Южного Приморья (Тащи и др., 1996). В это время начинают сглаживаться провинциальные различия берингийских и сахалинско-приморских флор. К сожалению, промежуточный, олигоценовый, этап в развитии палеофлоры региона документирован крайне слабо. Но уже в раннем—среднем миоцене систематический состав региональной палеофлоры выравнивается, начинают заметней проявляться филогенетические связи ископаемых и современных растений.

В палеогеновой флоре наиболее представительными были семейства *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Hamamelidaceae*, *Platanaceae*, *Ulmaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Juglandaceae*, *Salicaceae*, *Tiliaceae*, *Aceraceae*, *Vitaceae*. На их долю приходится более половины видового состава флоры. Крупными родами с 5 и более видами были *Ulmus* (10 видов), *Platanus* (12), *Alnus* (10), *Carpinus* (6), *Corylus* (6), *Juglans* (11), *Populus* (13), *Acer* (17), *Vitis* (5 видов).

В неогеновую флору переходят представители всех названных и бóльшая часть других семейств и родов растений, известных в палеогене. Элемент, общий для палеофлор палеогена и неогена, в целом включает 54 рода из 35 семейств. В совокупности им принадлежит около 400 видов древесных и кустарниковых растений.

В неогеновой флоре, однако, наблюдаются заметные изменения в видовом составе ряда общих родов. Так, увеличивается видовое разнообразие в родах *Quercus* (17 вместо 4), *Fagus* (6 — 3), *Betula* (18 — 4), *Carpinus* (15 — 6), *Salix* (23 — 1), *Acer* (35 — 17). Одновременно сокращается число видов в родах *Platanus* (3 вместо 12), *Corylus* (2 — 6), *Juglans* (5 — 11), *Populus* (7 — 13), *Vitis* (1 — 5). Наиболее заметным для неогеновой флоры является внедрение и широкое распространение представителей сем. *Rosaceae*, насчитывающих 27 видов из 8 родов, практически не известных во флоре палеогена.

Количество видов в родах, общих для ископаемых и современной дальневосточных флор, приведено в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Общее число видов в палеогеновой, неогеновой и современной дендрофлорах на северо-востоке Азии

Общий род	Число видов		
	Палеогеновая	Неогеновая	Современная
Abies	6	2	6
Acanthopanax	—	1	1
Acer	16	35	10
Actinidia	1	?	4
Alnus	10	14	7
Ampelopsis	2	1	3
Betula	4	18	18
Carpinus	6	15	1
Cercidiphyllum	4	3	1?
Chosenia	—	1	1
Cornus s. l.	2	2	3
Corylus	6	2	3
Crataegus	—	5	5
Elaeagnus	—	1	2
Euonymus	3	?	9
Fraxinus	2	3	3
Hydrangea	2	1	2
Ilex	1	2	3
Juglans	11	5	2
Kalopanax	?	1	1
Larix	1	3	6
Magnolia	3	1	1
Myrica	1	3	1
Padus	—	2	3
Phellodendron	1	?	2
Picea	4	4	6
Pinus	4	2	4
Populus	13	7	6
Prunus	—	2	1
Quercus	4	17	3
Rhamnus	?	1	3
Rhododendron	2	1	10
Rosa	—	1	9
Rubus	—	4	2
Salix	?	23	50
Sorbaria	1	1	4

Общий род	Число видов		
	Палеогеновая	Неогеновая	Современная
Sorbus	—	6	7
Spiraea	—	6	11
Taxus	1	1	1
Tilia	4	6	9
Ulmus	10	11	4
Viburnum	2	2	4
Vitis	5	1	3
Weigela	1	?	3
Zelkova	1	3	1

Перечисленные роды занимают в палеогеновой, неогеновой и современной флорах на северо-востоке Азии соответственно 27, 47 и 60 % от их родового состава. им принадлежит 42, 70 и 61 % от общего числа видов.

Водоросли, мохообразные и хвощовые слабо представлены в составе палеофлор ввиду ограниченных возможностей для фоссилизации. Единичные остатки макроскопических водорослей *Enteromorpha* и *Alaria*, близких к современным, указывают на прибрежноморское положение местонахождений ископаемых растений. Оба рода существуют и поныне в морских прибрежных водах камчатского региона. Мохообразные из искусственного рода *Marchantites* также встречаются спорадически. Единственный сборный вид рода *Equisetum* (*E. arcticum* Heer) имел широкое распространение во всех местных тафофлорах; установить его связи с каким-либо определенным видом современных хвощей пока не представляется возможным. В Южном Приморье теперь известно около десятка видов *Equisetum*, среди которых и повсеместно распространенные *E. sylvaticum* L., *E. pratense* Ehrh., *E. arvense* L., *E. palustre* L.

Папоротники, постоянно сопутствующие лесным формациям, более разнообразны, особенно в среднеэоценовой чемурнаутской флоре, где встречены виды родов *Osmunda*, *Osmundastrum*, *Lygodium*, *Dennstaedtia*, *Asplenium*, *Woodwardia*, *Onoclea*, *Salvinia*. Немногочисленные виды этих родов имели в прошлом практически циркумбореальное распространение и были унаследованы от допалеогеновой флоры (Collinson, 2001). В современной дальневосточной флоре папоротники занимают заметное место и достигают большого разнообразия: только в окрестностях г. Владивостока известны 36 видов из 26 родов, принадлежащих 16 семействам (Воробьев, 1982). Среди них *Osmundastrum cinnamomeum* (L.) C. Presl, *O. claytonianum* (L.) Tagava, *Osmunda japonica* Thunb. (юг Сахалина, Курильские острова), *Dennstaedtia hirsuta* (Sw.) Mett., *Onoclea sensibilis* L. совершенно определенно имеют палеогеновых предков в лице *Osmundastrum heislianum* (Fotjan.) Budants., *Osmunda macrophylla* Penh., *Dennstaedtia americana* Knowlt., *Onoclea hesperia* Brown. Но в целом в палеофлорах господствовали древесные и кустарниковые хвойные и цветковые растения.

Хвойные в раннем палеогене представлены почти исключительно видами из родов *Metasequoia*, *Taxodium* и реже — *Glyptostrobus* из семейства таксодиевых. Их остатки (облиственные побеги, макро- и микростробилы, древесина) встречаются повсеместно и в большом количестве экземпляров. В позднем эоцене на Западной Камчатке (иргирнинская тафофлора) роль таксодиевых резко увеличивается за счет видов из родов *Sequoia*, *Cunnighamia*, *Cryptomeria*, *Sciadopitys*, появляется род *Tor-*

reya (*Taxaceae*); современная флора Дальнего Востока полностью утратила эти элементы. В позднеэоценовых отложениях впервые для Камчатки найдены остатки вегетативных и репродуктивных органов разных видов из родов *Abies*, *Picea*, *Pinus*. На юге региона, в Приморье и на Сахалине усиление роли хвойных за счет видов из родов *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Larix* наступает лишь в миоцене и связано с горными местообитаниями растений (тафофлоры ботчинская, краскинская, ханкайская).

Среди современных хвойных на Дальнем Востоке также доминируют представители сем. *Pinaceae* — виды из родов *Abies*, *Picea*, *Lárix*, *Pinus* (22 вида — 75 %). К сожалению, фрагментарность ископаемого материала не позволяет надежно указать вероятные связи многих вымерших и современных растений в этой группе, кроме как на уровне родов. Можно лишь отметить, что эоценовая *Pinus kovatschensis* Budants. имела 3-хвойные, а неогеновая *P. korfensis* Cheleb. — 4-хвойные брахибласты в отличие от современных дальневосточных сосен с 2- или 5-хвойными пучками. Более определенные связи с современными имеют некоторые ископаемые виды *Abies*, *Picea* и *Larix*. Однако большинство из них проявляет сходство с видами, не встречающимися ныне на Дальнем Востоке. Так, палеогеновая камчатская *Abies tigilensis* Cheleb. сравнима с современной североамериканской *A. grandis* Lindl., а неогеновые *A. sichota-alensis* Akhmet. и *A. mariesiformis* Akhmet. — с японскими *A. mariesii* Masters и *A. homolepis* Siebold et Zucc., а также североамериканской *A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt. Камчатские палеогеновые ели *Picea fimbriata* Cheleb. и *P. snatolensis* Cheleb. не имеют аналогов среди современных елей, а *P. magna* Macginitie сближается с японской *P. polita* Carr. и китайской *P. neoveithii* Masters. К этой же группе примыкает и неогеновый сахалинский вид *P. kaneharai* Tanai et Onoe. Неогеновые лиственницы *Larix edelsteinii* Akhmet. и *L. schmidtiana* (Palib.) Akhmet. с р. Ботчи в Приморье так же близко примыкают к современным *L. leptolepis* (Siebold et Zucc.) Gord. и *L. sibirica* Ledeb., но отличаются от дальневосточной *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. Это наводит на мысль, что современные виды дальневосточных сосновых имеют более молодое происхождение.

Палеогеновый камчатский вид *Taxus mainachensis* Cheleb. имеет общие морфологические признаки с европейским *T. baccata* L., а неогеновый дальневосточный *T. sulcata* Baik. — с *T. cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. из Южного Приморья и Курильских островов.

Цветковые, преимущественно деревья и кустарники, занимают в палеофлоре, как указывалось, доминирующее положение.

Семейство магнолиевых имеет один общий род *Magnolia*, представленный в современной дальневосточной флоре единственным видом *M. hypoleuca* Siebold et Zucc. с крупными обратнояйцевидными листьями. Среди палеогеновых три листопадных вида *M. ochotica* Budants., *M. praekobus* Budants. и *M. amurensis* Imch. имели сходные морфотипы листьев. В неогене наибольшее распространение имела *M. tanaii* Imch. (Приморье, Сахалин), сближаемая с современной японской *M. salicifolia* Siebold et Zucc. Следует заметить, что в неогене на севере региона магнолии уже не известны.

Представители сем. *Cercidiphyllaceae* в ископаемом состоянии получили чрезвычайно широкое распространение по всему северному полушарию, но в современной флоре виды рода *Cercidiphyllum* имеют крошечные ареалы в Японии и Центральном Китае. Поэтому указание на находку экземпляра *C. japonicum* Siebold et Zucc. на о-ве Кунашир представляется несколько сомнительным.

Сем. *Ulmaceae* в палеогеновой флоре Камчатки представлено несколькими «хорошими» видами родов *Ulmus* и *Zelkova*. Среди 4 современных, преимущественно мелколистных, дальневосточных видов *Ulmus* нет форм, более или менее близких по архитектуре листьев. В палеогене Приморья, помимо своеобразного *Ulmus furcinervis* (Bors.) Ablaev, встречено еще несколько видов ильма, также трудно сравнимых с современными. Зато в нескольких местонахождениях зафиксированы остатки характерных листьев, отнесенных к 3 самостоятельным видам *Zelkova*. В неогене описано более 10 видов ильма, практически не имеющих современных аналогов. Пожалуй, лишь *Ulmus drepanodonta* Grub. с широким ареалом в прошлом проявляет некоторое сходство с современным дальневосточным *U. laciniata* (Trautv.) Mayr. Другие виды — *U. protojaponica* Tanai et Onoe, *U. suifunensis* Klimova, *U. shimogawarae* Oishi et Huz., *U. appendiculata* Heer — сближаются с некоторыми современными японскими, китайскими и североамериканскими видами. Зато близкородственные ископаемые виды рода *Zelkova*, особенно наиболее распространенный *Z. kushiroensis* Oishi et Huz. близки и к современной *Z. crenata* Spach, обнаруженной на о-ве Кунашир.

В сем. *Moraceae* вымерший вид *Broussonetia kamtschatica* (Fotjan.) Budants. et Fotjan. в современной дальневосточной флоре компенсирован видом рода *Morus* (*M. bombycis* Koidz.).

В отличие от 5 родов с почти 40 видами сем. *Fagaceae* в ископаемых флорах ныне на российском Дальнем Востоке известен только *Quercus* с тремя видами. Современные виды имеют крупные лопастные листья в отличие от преимущественно зубчато-крайних листьев у вымерших видов. Максимум разнообразия *Fagaceae* приходится на миоцен, где только дубов описано 17 видов, а также 8 видов *Fagus*, 5 — *Castanea* и 2 — *Castanopsis*.

Более тесно связаны вымершие и современные представители березовых. В ископаемых флорах были распространены роды *Betula*, *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus*, представленные в прошлом 75 видами, против 34 существующих в современной флоре.

Два наиболее древних ископаемых вида березы — палеогеновые *B. rariuscula* Budants. и *B. acutidentata* Budants. и неогеновые *B. kavavlenis* Cheleb., *B. kryshtofovichii* Achmet., *B. palibinii* Achmet., *B. protoermanii* Cheleb. принадлежали березам из секции *Costatae* (Regel) Koehne. и, вероятно, могут рассматриваться как предковые для современных «костатных» дальневосточных берез *B. costata* Trautv., *B. ermanii* Cham., *B. lanata* V. Vassil. и замещающих их в Северной Америке *B. lenta* L., *B. lutea* Michx. и некоторых других. Еще два вида — *B. ardua* Fotjan. из мио-плиоцена Камчатки и *B. palaeoschmidtii* Pavlut. из миоцена Приморья указываются в качестве вероятных предков современной *B. schmidtii* Regel из секции *Asperae* Nakai, ныне распространенной на крайнем юге Приморья.

Род *Alnus* заметно более разнообразен в ископаемых флорах по сравнению с современной (24 и 7 видов соответственно). Палеогеновые ольхи *Alnus beringiana* Budants., *A. raridentata* Budants. и неогеновые *A. miojaponica* Tanai, *A. iljinskiae* Vczer., *A. pojarkovae* Cheleb., *A. kryshtofovichii* Budants., *A. protohirsuta* Endo определенно сближаются с ольхами из секции *Gymnothyrsus* Spach, к которой относятся дальневосточные *A. japonica* Siebold et Zucc. и *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. Группа близких ископаемых видов — *A. protophylloides* Budants. et Golovneva, *A. savitzkii* (Sych.) Cheleb., *A. shestakovae* Ablaev с пельтатными листьями не имеет современных аналогов.

Род *Carpinus* на Дальнем Востоке претерпел сильную видовую редукцию будучи представленным ныне единственным видом *C. cordata* Blume. Но его вероятные предки *C. kushiroensis* Tanai и *C. subcordata* Nath. имели чрезвычайно широкое распространение здесь в палеогеновых и неогеновых флорах.

Среди ископаемых видов рода *Corylus*, встречающихся на северо-востоке Азии с позднего мела, ряд архаичных форм — *C. anadyrensis* Budants., *C. jeliseevii* Krysht., *C. beringiana* (Krysht.) Golovneva — дополняется видами, вполне сравнимыми с современными. К ним относятся палеогеновые *C. kinkilensis* Budants., *C. dvalii* Cheleb. et Chigaeva, неогеновые *C. cordifolia* Pavlut., *C. itelmenensis* Fotjan., которые можно поставить в один ряд с современными *C. heterophylla* Fisch. ex Trautv. и *C. manshurica* Maxim.

Сем. *Juglandaceae* в камчатской палеогеновой флоре представлено 11 видами из родов *Platicarya*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Carya*. В неогене к ним прибавляются виды родов *Alfaropsis* и *Cyclocarya*, а общее число видов достигает 17. В современной дальневосточной флоре семейство исчерпывается двумя видами рода *Juglans*. Из них лишь *J. ailanthifolia* Carr. (*J. sieboldiana* Maxim.) определенно сближается с ископаемым *J. pogozhevii* Cheleb.

Ископаемые *Populus* (*Salicaceae*) являются одной из наиболее древних групп в палеофлорах и в систематическом отношении они разнообразней, чем в современной флоре, где 5 видов из 6 принадлежат одному ряду *Suaveolens* Kom. подрода *Eupopulus*. Лишь ископаемый *Populus protosuaveolens* Cheleb., по мнению И. А. Ильинской (2003), можно рассматривать в группе предковых форм современного дальневосточного *P. suaveolens* Fisch. Ивы в палеофлорах на северо-востоке Азии появляются с позднего олигоцена и максимума таксономо-морфологического разнообразия достигают в плиоцене. В палеогене и раннем миоцене ивы встречаются спорадически и представлены 2—3 видами, но со второй половины миоцена участие ив резко возрастает: в мио-плиоценовой флоре число видов ив достигает 23. Напомню, что в современной дальневосточной флоре *Salix* по количеству видов (98 видов, включая кустарнички и полукустарники) занимает первое место. Сравнительно-таксономическому анализу ископаемых и современных видов этого «трудного» рода будет посвящена специальная работа.

Обильно представленный в позднеэоценовой флоре вид *Actinidia semenovii* Budants. (*Actinidiaceae*) можно уверенно поместить в группу предков современных дальневосточных видов *A. arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. и *A. kolomikta* (Maxim.) Maxim.

Два близких ископаемых вида *Rhododendron* (*Ericaceae*) — палеогеновые *R. mainachense* (Cheleb.) Budants. и *R. kamtschaticum* Budants. с крупными кожистыми листьями могут быть сближены с одним из 10 видов современных дальневосточных рододендронов — вечнозеленым *R. fauriei* Franch. Редкие неогеновые находки рододендронов не имеют аналогов среди современных видов этого рода.

Сем. *Tiliaceae* в палеогеновой флоре представлено родами *Tilia*, *Apeibopsis*, *Craigia*, *Grewia* (?), *Plafkeria* (?) с 8—10 видами. В неогене известна только *Tilia* (6 видов). В современной дальневосточной флоре известно 6 видов *Tilia*. Палеогеновые виды *Tilia* хорошо отличаются по характеру краевой зубчатости листьев: у них край двоякозубчатый, иногда зубцы принимают лопастевидную форму, тогда как у листьев современных видов зубцы, как правило, простые, с остроконечными вершинами. В неогеновых липах уже определенно улавливаются общие черты с современными видами. Так, например, в раннемиоценовой краскинской флоре Южного Приморья *T. praeamurensis* Hu et Chaney является очевидным предком *T. amurensis* Rupr., а *T. miohenriana* Hu et Chaney, встреченная и на Сахалине, — *T. mandshurica* Rupr. Другие сахалинские и камчатские миоценовые виды *T. protojaponica* Endo, *T. remotiserrata* Oishi et Huz., *T. sachalinensis* Heer сближаются с японской *T. japonica* (Miq.) Simon., китайской *T. lepidota* Rehd. и североамериканской *T. americana* L.

Современные дальневосточные виды рода *Hydrangea* (*Hydrangeaceae*) заметно отличаются по архитектуре листьев от палеогеновых камчатских *H. alnifolia* Budants. и *H. acerifolia* Budants. и принадлежат, очевидно, к разным эволюционным ветвям этого широко распространенного рода. Но уже в раннем миоцене на Восточной Камчатке *H. minima* Cheleb. уверенно сближается с современной дальневосточной *H. petiolaris* Siebold et Zucc., распространенной ныне, помимо Японии, на Южном Сахалине и Курильских островах.

Бобовые (*Fabaceae* s. l.) играют в современной дальневосточной флоре заметную роль; нередки их находки и в ископаемом состоянии. В камчатской палеогеновой флоре бобовые представлены обширной группой разнообразных по морфологии плодов и листьев (листочков), отнесенных к 2 искусственным таксонам *Leguminocarpon* sp. A-H и *Leguminosites* sp. A-G. Почти все они приурочены к термофильной чемурнаутской тафофлоре среднего эоцена (Буданцев, 2003). В термофильной же среднеэоценовой флоре Райчихи в Приамурье бобовые также занимали видное место по таксономическому разнообразию и количеству остатков листьев (листочков) и плодов. В неогеновых флорах Приморья и Сахалина с разной степенью достоверности приводятся виды из родов *Robinia*, *Sophora*, *Maackia*, *Cassia*. *Cercis*, *Desmodium*. Среди современных дальневосточных древесно-кустарниковых бобов (5 родов с 8 видами) лишь *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. и *Lespedeza cytrobotrya* Miq. со сходными по морфологии листочками могут рассматриваться в группе возможных потомков известных ископаемых форм. К сожалению, таксономия ископаемых бобовых как по плодам, так и по листьям связана с большими трудностями и требует исключительного по полноте и сохранности материала.

Сем. *Rosaceae* по видовому разнообразию в современной дальневосточной флоре занимает второе после *Salicaceae* место — 68 видов из 19 родов. В палеогене разоцветные практически не имели сколько-нибудь заметного представительства; их расцвет в палеофлоре приходится на неоген. Уже в раннем миоцене Сахалина зафиксировано 4 вида из родов *Spiraea*, *Sorbus*, *Rubus*, не имеющих пока аналогов в современной дальневосточной флоре. В среднем миоцене на Восточной Камчатке описано уже 9 видов из родов *Spiraea*, *Pyrus*, *Crataegus*, *Rosa*, *Prunus*, *Padus* (Челебаева, 1978). Среди них *Spiraea korfensis* Cheleb. близка современным *S. betulifolia* Pall., распространенной от Камчатки до Курильских островов и Приморья, и *S. beauverdiana* Schneid. (Сахалин, Курилы). Другой камчатский вид *Spiraea* sp. практически не отличим от современного *S. ussuriensis* Pojark. Два ископаемых вида *Prunus* сравнимы с современными дальневосточными *P. sargentii* Rehd. и *P.* (*Padus*) *ssiori* (F. Scmidt) Schneid. Вымерший *Padus kryshtofovichii* Cheleb. стоит в одном ряду с современным *P. asiatica* Kom., имеющим наиболее широкое распространение в регионе. В среднем и позднем миоцене на Западной Камчатке *Spiraea usttigilensis* Cheleb. близка к упомянутой *S. korfensis* Cheleb., а *Crataegus itelmenensis* Cheleb. сближается с современными американскими и корейскими видами. В мио-плиоцене Западной Камчатки (эрмановский комплекс) установлены виды родов *Spiraea*, *Rubus*, *Rosa*; среди них *Spiraea kamtschatica* Fotjan. проявляет сходство с современной *S. chamaedrifolia* L. из Манчжурии, а *Rubus ochotensis* Fotjan. — с *R. idaeus* L. В Приморье (позднемиоценовый ханкайский флористический комплекс) *Physocarpus hankaensis* Ablaev et Ig. Vassil. сближается с современным *P. ribesifolia* Kom., произрастающим в Приморском и Хабаровском краях, Амурской обл. В близкой по возрасту флоре с р. Ботчи в Сихотэ-Алине встречены виды родов *Spiraea*, *Sorbus*, *Crataegus*, *Rubus*, *Rosa*, *Padus*. Среди них *Sorbus lanceolata* Tanai et N. Suz. родственен современному *S. sibirica* Hedl. Черемуха *Padus miocenica* Akhmet. входит в одну группу с современными *P. maackii* (Rupr.) Kom. и *P. maximowiczii* (Rupr.) Sokolov. На юге Приморья в позднем миоцене установлены представители родов *Spiraea*, *Rosa*, *Crataegus*, *Sorbus*, *Rubus*, *Prunus*. Из них *Sorbus protoalnifolia* Tanai et N. Suz., вероятно — прямой предок современной *S. alnifolia* (Siebold et

Zucc.) Koehne, а *Rubus* sp. 1 близок к современному *R. parvifolius* L. с побережья о-ва Кунашир.

Таким образом, современные дальневосточные розоцветные имели глубокие корни в неогеновой палеофлоре: из примерно 30 ископаемых видов больше половины имеют более или менее отчетливые (родственные) связи с современными видами. Нужно добавить, что многие современные розоцветные представлены кустарничками и полукустарниками, до 20 видов, и практически не могли попасть или сохраниться в захоронениях остатков ископаемых растений.

Род *Phellodendron* (*Rutaceae*) с одним видом в палеогеновых камчатской и сахалинской флорах по морфологии листочков очень близок к современным дальневосточным *P. amurense* Rupr. и *P. sachalinense* (F. Schmidt) Sarg. В группу предков можно уверенно поместить и миоценовый вид *P. grandifolium* Iljinskaja. с типом из аквитана Восточного Казахстана (Челебаева, 1978).

Сем. *Aceraceae* в современной дальневосточной флоре представлено 10—11 видами *Acer* из 7 секций. В палеогене почти повсеместно на северо-востоке Азии от Корякского нагорья на севере до Сахалина и Приморья на юге встречаются отпечатки листьев и плодов широко распространенного и, вероятно, сборного вида *A. arcticum* Heer, практически не имеющего современных аналогов. В позднеэоценовой иргирнинской тафофлоре на Западной Камчатке обнаружен еще один вид — *A. kinkilense* Budants., сближаемый с кленами из секции *Eriocarpa* (Raf.) A. E. Murray, распространенными преимущественно в Северной Америке. Еще один вид *A. indivisum* Cheleb., описанный А. И. Челебаевой (1976) из эоцена этого района, сближается с современным цельнолистным *A. carpinifolium* Siebold et Zucc. из Японии. Начиная с миоцена в палеофлоре резко возрастает таксономическое разнообразие рода. В раннем миоцене Сахалина (верхнедуйская флора) описано 12 видов клена, а для среднемиоценовой флоры на Восточной Камчатке (нижнемедвежкинский комплекс, залив Корфа) приведено по крайней мере 7 видов; в позднем миоцене Южного Приморья — около 15. Следует указать, что большое видовое разнообразие ископаемых кленов частично вызвано их раздельным описанием по листьям и плодам. Всего в неогеновой флоре на северо-востоке Азии установлено не менее 35 видов кленов. Среди вероятных предковых форм современных дальневосточных кленов из секции *Platanoidea* Pax (*A. mono* Maxim., *A. pictum* Thunb.) можно указать *A. monoides* Shap., *A. amurense* Pojark., *A. chiharae* Huz. et Nishida, *A. ezoanum* Oishi et Huz., *A. palaeoplatanoides* Endo, *A. rotundatum* Huz., *A. pseudomonoides* Cheleb. и некоторые другие. В качестве предшественника современного *A. ukurunduense* Trautv. et C. A. Mey. (секция *Microcarpa* Pojark.) возможен *A. subukurundense* N. Suz., а для *A. tegmentosum* Maxim. (секция *Macrantha* Pax) — *A. miotegmentosum* Akhmet. К группе кленов из секции *Trilobata* Pojark. (*A. ginnala* Maxim.) относится ископаемый *A. pseudoginnala* Tanai et Onoe. Остальные современные дальневосточные клены — *A. pseudosiboldianum* (Pax) Kom., *A. komarovii* Pojark., *A. tschonoskii* Maxim., *A. manshuricum* Maxim. и *A. barbinerve* Maxim. — имеют ограниченное распространение на крайнем юге региона и их предковые формы пока не выявлены. Зато значительная часть ископаемых кленов на северо-востоке Азии имеет вероятных потомков среди современных североамериканских, японских и китайских кленов.

Среди представителей сем. *Cornaceae* в современной дальневосточной флоре — 4 вида родов *Chamaepericlymenum*, *Botrocaryum*, *Swida* (*Thelycrania*), но лишь *Swida* (*Cornus*) *alba* (L.) Opiz с обширным евро-азиатским ареалом может быть сближен с камчатским ископаемым видом *Cornophyllum tenuinervis* Budants. Большое сходство в морфологии листьев некоторых современных видов из родов *Swida* и *Cornus* при палеоботанических находках вынуждает относить такой морфотип к искусственному роду *Cornophyllum*.

Сем. *Celastraceae* занимает видное место в современной дальневосточной флоре и включает 12 видов из родов *Euonymus* и *Celastrus*. В камчатской палеогеновой флоре описано два вид *Celastrus*, по листьям сравнимых с близкими современными *C. orbiculata* Thunb. и *C. strigillosa* Nakai, имеющими обширный ареал от бассейна р. Буреи на западе до Приморья и Сахалина на востоке. Палеогеновый сахалинский *Euonymus denticulata* Kodrul проявляет сходство с *E. schalinensis* (F. Schmidt) Maxim. В дальневосточном неогене остатки представителей этого семейства весьма редки. Из них *Euonymus* sp. из позднемиоценовой ханкайской флоры тяготеет к современному *E. pauciflora* Maxim. Остальные находки из-за недостаточной сохранности материала пока невозможно увязать с современными аналогами.

Среди обычных для современной флоры Дальнего Востока древовидных лиан из родов *Vitis*, *Ampelopsis*, *Parthenocissus* (*Vitaceae*) — *Ampelopsis brevipedunculata* (Maxim.) Trautv. и *A. heterophylla* (Thunb.) Siebold et Zucc. могли входить в одну группу с палеогеновым *A. cercidifolia* Budants. В эоцене Приморья *Parthenocissus* sp. сближается с современным *P. tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch. В эоцене Южного Сахалина (снежикинский комплекс) хорошо представлен *Ampelopsis protoheterophylla* Kodrul, родственный, вероятно, современному *A. heterophylla* (Thunb.) Siebold et Zucc. (Приморье, Южный Сахалин, Курильские острова). В эоцене Сахалина (нижнедунайская тафофлора) и Приморье (угловский комплекс) был описан *Vitis sachalinensis* Krysht. Впрочем, тип этого вида, скорее всего, принадлежит одной из форм ископаемого *Acer arcticum* Heer. *Vitis* sp. из миоцена Сихотэ-Алиня (ботчинская тафофлора) является вымершим аналогом современного *V. amurensis* Rupr., вида, наиболее широко распространенного ныне на Дальнем Востоке.

Сем. *Caprifoliaceae* s. l. относится к ведущим систематическим группам в современной дальневосточной флоре, будучи представлено 29 видами из 6 родов. В ископаемом состоянии наиболее широким распространением в бореальных флорах обладали виды рода *Viburnum*, известного с конца мелового периода. Правда, родовая принадлежность наиболее распространенных, в том числе на Камчатке, видов *V. asperum* Newb., *V. antiquum* (Newb.) Hollick и *V. kingiensis* Cheleb. в настоящее время подвергается обоснованному сомнению (Manchester, 2000; Manchester et al., 2002). В раннемиоценовой флоре Сахалина *V. uzenensis* Huz. близка современной *V. plicatum* Thunb. В среднемиоценовой флоре Восточной Камчатки *V. arsanovii* Cheleb. принадлежала калинам из секции *Opulus* Blume, к которой относится и современная *V. furcatum* Blume ex Maxim. Здесь же обнаружены *Weigela kamtschatica* Cheleb., родственная современной *W. middendorffiana* (Carr.) C. Koch, и *Lonicera* sp., сходная с *L. chamissoi* Bunge, обычной для лесных опушек от Камчатки до южных Курил. В позднем миоцене-плиоцене Западной Камчатки описана *L. ochotensis* Cheleb., также близкая к упомянутой *L. chamissoi* и *L. aspera* Fotjan., не связанная с определенными современными видами, а также *Sambucus* sp. На юге Приморья в позднем миоцене известна *Lonicera nedoluzhkoi* Pavlutkin, родственная другому дальневосточному виду *L. turczaninowii* Pojark., и *Lonicera* sp., близкая современной *L. ruprechtiana* Regel.

Высокая степень преемственности систематического состава вымерших и современных флор на северо-востоке Азии указывает на относительно стабильный характер флорогенеза в регионе и глубокие филогенетические корни общих таксонов высших растений. Они восходят к ранним этапам формирования и расселения наземной флоры с участием, а позднее господством цветковых растений.

Возникнув в тропиках юго-восточной Азии «между Фиджи и Гималаями», т. е. в области, ограниченной с юга, запада и востока океаном, цветковые расселялись преимущественно в северном направлении. Уже в раннем мелу они достигли Ангаро-Берингийской суши с ее постоянно умеренным и теплоумеренным климатом. Адаптивный характер эволюции ранних цветковых в условиях умеренного климата привел к широкому их распространению по всей Бореальной области. Но сам процесс расселения умеренной флоры сдерживался в Северной Америке до второй половины мелового периода Мексиканско-Бореальным проливом (море Монтаны) и в Азии до конца эоцена — Западно-Сибирским морем и Тургайским проливом (Буданцев, 1986). Естественно предположить, что восточный, североамериканский, миграционный путь после осушения водной преграды обеспечивал более быстрое продвижение умеренных цветковых, чем западный. И, действительно, уже в палеоцене они достигли Гренландии и Шпицбергена. К этому времени оформилось основное ядро родов — доминантов умеренно мезофильной флоры от Западной Сибири до приатлантических районов Северной Америки. В олигоцене-миоцене после открытия западного миграционного пути голарктическая умеренная флора хлынула в Европу и к концу миоцена заняла циркумполярное положение. Тем не менее ее древнее ядро наиболее полно сохранилось в «третичных» рефугиумах восточной Азии и на востоке Северной Америки. При этом американские рефугиумы заведомо моложе азиатских, так как в них оседали ныне реликтовые растения на последнем этапе первичного расселения умеренной флоры.

Проведенный недавно сравнительный анализ дизъюнктивных родов, общих для современных флор восточной Азии и приатлантической Северной Америки, подтверждает это суждение (Guo, Ricklefs, 2000). Авторы анализа изучили видовое разнообразие более 100 родов, в том числе 52 рода древесных высших растений, имеющих дизъюнктивные азиатско-американские ареалы. Установлено, что около 46 % родов имеют больше видов в восточной Азии и лишь 26 %— в Северной Америке. Родам древесных растений принадлежит в восточной Азии 572 вида, в Северной Америке — 278. Более молодые роды травянистых растений имеют обратную пропорцию: 178 видов в восточной Азии и 376 — в Северной Америке.

Так как древняя Берингия занимала промежуточное положение, связывая северную Азию с Северной Америкой, то можно ожидать, что видовое разнообразие родов древесных цветковых растений, имеющих ныне дизъюнктивные ареалы и входивших в состав ископаемой флоры, более выражено за счет «азиатского» элемента. Так, в камчатской палеофлоре такие роды (23 % от общего числа родов и 10 % видов) включают в современной восточноазиатской флоре 33 % видов, а в североамериканской — 25 %. Такое же примерно соотношение в количественном видовом разнообразии среди общих для бореальной флоры в целом древесных родов *Corylopsis*, *Platanus*, *Ulmus*, *Quercus*, *Alnus*, *Betula*, *Juglans*, *Tilia*, *Acer*, *Vitis*, *Viburnum* и многих других.

В то же время в процессе долгого развития рассматриваемая региональная флора постоянно претерпевала более или менее глубокие изменения, утрачивая одни или приобретая другие группы таксонов. Так, в отличие от богатой палеогеновой флоры современная флора характеризуется большим таксономическим разнообразием в таких родах, как *Betula*, *Salix*, в семействах *Rosaceae*, *Ericaceae*, *Araliaceae*, *Saxifragaceae* и некоторых других, слабо представленных в палеогеновых и отчасти в неогеновых флорах. Вместе с тем современная флора, как указывалось, утратила представителей широко распространенных в прошлом представителей таких семейств, как *Taxodiaceae*, *Lauraceae*, *Hamamelidaceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Platanaceae*, *Theaceae* и многих родов из других групп древесных растений.

Таким образом, современная дендрофлора на северо-востоке Азии по происхождению и истории развития имеет разновозрастный характер: такие семейства, как *Magnoliaceae*, *Ulmaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*, *Salicaceae*, *Aceraceae*, *Tiliaceae*, *Vitaceae* и ряд других уходят корнями в начало палеогена, сохраняя, увеличивая или уменьшая систематическое разнообразие на уровне родов и видов. Другие семейства — *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Saxifragaceae*, *Ericaceae*, *Araliaceae*, — получив развитие в неогене, достигли максимального разнообразия и богатства в современную эпоху.

К другим особенностям современной региональной дендрофлоры можно отнести ее отчетливое зонально-климатическое расчленение, подчеркиваемое постепенным, с севера на юг, увеличением во флоре древесно-кустарникового элемента. Так, если на крайнем севере региона, в зоне лесотундры, деревьям и кустарникам принадлежит 32 вида, на Охотском побережье — 65, на Сахалине — 122, то на юге, в Приамурье — 262 (Воробьев, 1968). Помимо зональных, отличия наблюдаются и в региональных флористических комплексах. Только в Приморском крае, например, встречаются более 40 видов, в том числе среди лесообразующих хвойных и покрытосеменных деревьев и кустарников, на Сахалине и Курилах — около 30, в Амурской обл. и Хабаровском крае — 15, в Чукотско-Анадырском районе — 10.

Таким образом, проведенное сравнение ископаемых и современных флористических комплексов на северо-востоке Азии показало, что систематический состав региональных флор на родовом уровне мало изменялся в течение палеогена и неогена, несмотря на длительный период развития и происходившие за это время перемены в палеогеографии и палеоклимате в регионе, включая эпоху палеогенового климатического оптимума, обогатившую флору большим числом новых экзотических родов термофильного элемента. Кроме того, таксономическая диверсификация в некоторых систематических группах носила «взрывной» характер, то снижая, то резко увеличивая их состав.

Окончательное становление и географическая дифференциация современной дендрофлоры на северо-востоке Азии связаны с ледниковыми эпохами в четвертичном периоде, имевшими катастрофические последствия для ее эколого-таксономического состава и сместившими далеко к югу границы зонально-климатических поясов. Тем не менее в третичных рефугиумах на северо-востоке Азии сохранилось основное ядро таксонов, долгое время господствовавших в регионе. Это определяет дальнейшие задачи поиска возможных предков современных растений путем последовательного сравнительно-таксономического анализа вымерших и современных флористических комплексов на родовом и видовом уровнях.

Благодарности

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 02-04-50032).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Флоры Корякско-Камчатской области и вопросы стратиграфии континентального кайнозоя. Владивосток, 1985. 60 с.

Аблаев А. Г. Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток, 2000. 116 с.

Аблаев А. Г. Палеоген Притуманганского угленосного бассейна (юг Дальнего Востока). Владивосток, 2001. 66 с.

Аблаев А. Г., Васильев И. В. Миоценовая краскинская флора Приморья. Владивосток, 1998. 106 с.

Аблаев А. Г., Таџи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 150 с.

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи) // Тр. ГИН АН СССР. 1973. Вып. 247. 124 с.

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 142 с.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области. Комаровские чтения. Л., 1986. Вып. 36. 60 с.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки. СПб., 1997 (Тр. БИН РАН, вып. 19). 115 с.

Буданцев Л. Ю. Реконструкция кайнозойских климатов на востоке северной Азии по палеоботаническим данным // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 36—45.

Буданцев Л. Ю. Остатки ископаемых растений с острова Беринга (Командорские острова) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 6. С. 93—100.

Буданцев Л. Ю., *Озеров И. А.* К истории формирования и развития флоры на северо-востоке Азии в палеогене // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 15—23.

Буданцев Л. Ю. Роль бобовых (*Leguminosae* s. l.) в истории раннепалеогеновой флоры на северо-востоке Азии // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 25—34.

Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 275 с.

Воробьев Д. П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л., 1982. 252 с.

Воробьев Д. П., *Ворошилов В. Н.*, *Гурзенков Н. Н.* и др. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. 371 с.

Головнева Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья // Тр. ГИН РАН. 1994. Вып. 13. 146 с.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина // Тр. ГИН РАН. 1999. Вып. 519. 150 с.

Ильинская И. А. Геологическая история рода *Populus* (*Salicaceae*) на территории бывшего СССР // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 23—37.

Павлюткин Б. И. Позднемиоценовая флора юга Приморья. Владивосток, 2002. 140 с.

Соколов С. Я., *Связева О. А.* География древесных растений СССР. М.; Л., 1965. 265 с.

Тащи С. М., *Аблаев А. Г.*, *Мельников Н. Г.* Кайнозойский бассейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. Владивосток, 1996. 159 с.

Челебаева А. И. Расчленение континентальных отложений неогена в устье р. Тигиль (Западная Камчатка) // Тр. ГИН АН СССР. 1976. Вып. 294: Миоцен-плиоцен Западной Камчатки. С. 147—262.

Челебаева А. И. Позднеолигоценовая-раннемиоценовая флора Камчатки // Очерки по геологии Камчатки и Корякского нагорья. М., 1988. С. 25—68.

Челебаева А. И. Палеонтологические описания: описание растений // Тр. ГИН АН СССР. 1991. Вып. 467: Эоцен Западной Камчатки. С. 76—119.

Челебаева А. И. Флора нижнего палеогена Западной Камчатки // Тр. ГИН РАН. 1997. Вып. 488: Нижний палеоген Западной Камчатки. С. 83—102.

Федотов В. В. Эоценовая флора Райчихи Амурской обл.: Автореф. канд. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1980. 16 с.

Фотьянова Л. И. Флористический комплекс эрмановской свиты и его положение среди близких по возрасту комплексов северной части Тихоокеанского сектора // Тр. ГИН АН СССР. 1976. Вып. 294: Миоплиоцен Западной Камчатки. С. 67—108.

Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена // Тр. ГИН АН СССР. 1988. Вып. 231. 190 с.

Collinson M. E. Cainozoic ferns and their distribution // Brittonia. 2001. Vol. 53. N 2. P. 173—235.

Guo Q., *Ricklefs R. E.* Species richness in plant genera disjunct between temperate eastern Asia and North America // Bot. J. Linne. Soc. 2000. Vol. 134. P. 404—423.

Manchester S. R. Leaves and fruits of *Davidia* (*Cornales*) from the Paleocene of North America // Syst. Bot. 2000. Vol. 27. N 2. P. 368—382.

Manchester S. R., *Akhmetiev M. A.*, *Kodrul T. M.* Leaves and fruits of *Celtis aspera* (Newb.) comb. nov. (*Celtidaceae*) from the Paleocene of North America and America and Eastern Asia // Int. J. Plant Sci. 2002. Vol. 163. N 5. P. 725—736.

SUMMARY

Comparative taxonomical analysis of extinct and recent floras in North-Eastern Asia showed a high grade of their succession on the level of the families and genera. More than 40 common genera of woody and shrubby plants from 22 families are established. They make up more than 60 % of recent flora. Recent flora respect to extinct one has loosed the representatives of many families and genera widely developed before in the region.

УДК 581.9

© Б. А. Юрцев

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ФЛОРИСТИКА В РОССИИ: ВКЛАД ШКОЛЫ А. И. ТОЛМАЧЕВА[1]

B. A. YURTSEV. COMPARATIVE FLORISTICS IN RUSSIA: THE CONTRIBUTION OF A. I. TOLMACHEV'S SCHOOL

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: yurtsev@IK6026.spb.edu
Поступила 09.10.2003

Введение А. И Толмачевым в 1931 г. в методологический арсенал сравнительной флористики концепции (и метода) «конкретная, или элементарная, флора» имело веер последствий и во многом определило лицо этой науки в России. Это сократило разрыв между элементарными объектами геоботаники (фитоценоз) и флористики (флора округа или подпровинции), структурировало понятие «региональная флора», расширив возможности применения статистических методов во флористике; интенсифицировало флористический поиск, сблизило флористику с ландшафтоведением (элементарная флора — своего рода «квант растительного покрова») и экологией; привело к возникновению ряда производных понятий (таких как «локальная флора», «флора речного бассейна», иерархии экотопов и их парциальных флор). Сформулировано 8 основных задач сравнительной флористики (в том числе анализ пространственно-временно́й структуры биоразнообразия, мониторинг биоразнообразия) и показаны возможности подходов школы Толмачева к их решению.

Ключевые слова: сравнительная флористика, школа А. И. Толмачева, элементарная флора, локальная флора, парциальная флора, пространственно-временна́я структура биоразнообразия.

Имя Александра Иннокентьевича Толмачева (1903—1979) входит в яркую плеяду замечательных отечественных ботаников, ботанико-географов и флорогенетиков XX в. Для ботанической географии и флорогенетики Севера особенно важны монография о возникновении и развитии темнохвойной тайги (Толмачев, 1954), серия статей о происхождении арктической флоры и высокогорных флор Земного шара, а также университетский курс по географии растений (Толмачев, 1974). Но с точки зрения тематики наших рабочих совещаний, приобретших регулярность «Толмачевских чтений» и приуроченных к его юбилейным датам (1983, 1988, 1993, 1998, 2000, 2003 гг.), основополагающее значение для развития теории и методологии флористики и фитогеографии имели работы (Толмачев, 1931, 1932—1935), написанные им в 25 лет в знаменитой Таймырской экспедиции: в концептуальный и методический арсенал флористики были введены концепция и метод конкретной или элементарной флоры — **самой малой** территориальной единицы растительного покрова, отвечающей понятию «собственно флора», т. е. включающей наборы видов всех местообитаний того или иного ландшафта, и **самой большой**, которая не была бы коллективной (смешанной) флорой. Как критерий изученности конкретной флоры (КФ) постулирована полнота выявления набора видов всех типов местообитаний, как условие целостности КФ — то, что в пределах КФ все ассоциации характеризуются постоянством видового состава.

---

[1] Развернутый вариант доклада на VI рабочем совещании по сравнительной флористике, посвященном 100-летию со дня рождения А. И. Толмачева (Сыктывкар, июнь 2003).

Лишь много позднее мы осознали значение этой концепции для развития учения о флоре и растительном покрове. Она сократила разрыв между элементарными объектами геоботаники (фитоценоз) и наименьшими «ходовыми» единицами флористики (флора округа или подпровинции), структурировала понятие «региональная флора», открыв широкие возможности для внедрения статистических методов во флористику; интенсифицировала флористический поиск, как следствие — ответственность флориста не только за каждый «плюс», но и за каждый «минус» в списке; позволила флористу в серии радиальных однодневных маршрутов составить представление не только о наборе видов, но и об их распределении по местообитаниям и сообществам, также о наборе сообществ, их обычности или редкости, оценить количественно локальную популяцию каждого вида (или, выражаясь в терминах фитоценологии, «выравненность» видов) — это стимулировало появление понятия «активность вида» и критериев его оценки. Когда я однажды спросил о мотивах, побудивших ввести понятие КФ, Толмачев ответил: «Так было интереснее». Очевидно, исследовательская интуиция позволила ему предвидеть веер последствий от введения данного понятия и термина. Назову некоторые из них:

1) появление понятия КФ на стыке геоботаники и флористики, тесно связанного с фундаментальным понятием физической географии и ландшафтоведения — ландшафт — по своему смыслу означало открытие своего рода «квантов растительного покрова»; 2) для общего случая чередования континуума флоры (зоны экотона) с более или менее резкими сменами, включая районы контакта двух и более ландшафтов, был позднее предложен термин «локальная флора» (ЛФ) (Шеляг-Сосонко, 1980) (= флора окрестностей географического пункта, проба флористической ситуации, в том числе и в области сочленения двух или·трех ландшафтов); 3) для сложно расчлененных горных территорий другими авторами было предложено различать в качестве элементарных территориальных единиц флоры речных бассейнов (то крупных, насчитывающих хотя бы 1 эндемичный вид — Камелин, 1973, то самых малых рек — Марина, 1983, 1987, флоры ущелий — Харадзе, в: Юрцев, 1974); 4) с локальными флорами сопоставимы флоры квадратов при регулярном сеточном картировании флоры, с конкретными флорами — флоры естественных ландшафтных микрорайонов (Табака, 1987; Золотухин, 1984).

Таким образом, флоры традиционных выделов районирования наименьшего ранга (округа, подпровинции) оказались сложными единицами биохорологического разнообразия (= разнообразия разнообразий) и как таковые должны оцениваться не только удельным видовым разнообразием — видовым богатством КФ (как предложил Толмачев), но и разнообразием КФ или ЛФ — таксономическим и типологическим. Удельное видовое разнообразие (ВРЛФ) оказалось зависимым как от разнообразия экотопов, отражающего иерархию внутри ландшафтных выделов (снизу вверх от фаций, урочищ до местностей), так и от исторических условий и времени формирования местной флоры, ее возраста.

Внутриландшафтное разнообразие местообитаний можно рассматривать в плане иерархии экотопов: микро-, мезо-, макро-, (ландшафт в целом — как мегаэкотоп) — с их парциальными флорами (Юрцев, 1982); в этом ряду снизу вверх повышаются биоразнообразие (БР) и биохорологическое разнообразие, понижается цельность и повышаются устойчивость и буферность парциальных флор (ПФ) к изменениям климата. Таким образом, был заполнен разрыв между низшим уровнем ПФ — уровнем фитоценоза, ПФ микроэкотопа — и уровнем КФ или ЛФ.

Осознание иерархической структуры парциальных, конкретных и локальных, также региональных флор привело к структурно-функциональной концепции флоры (и растительного покрова) как иерархической системы популяций (в их демографической исходной трактовке) всех сообитающих видов, взаимодействующих на всех подразделениях ландшафта и вышестоящих фитохорий. Это поставило задачу количественной оценки популяций любого уровня каждого вида и качественного и количественного учета его распределения по подзонам, секторам, ландшафтам и экотопам. Активным, системообразующим началом здесь выступают популяции разных видов, диалектически сочетающих способность к неограниченному размножению и экспансии (отсюда — давление жизни) со способностью к адаптации — т. е. встраиваться в жесткую матрицу экотопов (посредством механизмов микроэволюции и дизруптивного отбора).

Для флор как нечетких множеств с высокой изменчивостью задача количественной оценки решается непросто, наименее разработана она для региональной активности. Б. И. Семкин (1973) дал строгое обоснование в терминах теории множеств эффективности и эквивалентности мер сходства и включения, ранее эмпирически предложенных биологами.

В основной части статьи я постараюсь показать — на фоне современного расширенного варианта программы изучения региональной флоры, — что может дать подход Толмачева и его учеников для решения основных задач флористики, к числу которых в последние два десятилетия добавилось выявление пространственно-временнóй структуры БР и мониторинг БР.

Школа Толмачева, сложившаяся в нашей стране на основе концепции и метода конкретной, или элементарной, флоры (Толмачев, 1931, 1941) — одно из активно развивающихся направлений сравнительной флористики, пожалуй, доминирующее в России и других странах бывшего Советского Союза, особенно в северных или высокогорных районах. Ныне метод претерпел существенное развитие и диверсификацию, но предпосылки к этому были заложены в основополагающих трудах Толмачева.

Школа Толмачева решает все основные задачи классической флористики, обогащая ее методологию оригинальными подходами и методами, о чем и пойдет речь. Но начну с краткого перечисления основных задач флористики — так сказать, ее функций. Они таковы:

§ 1. Инвентаризация таксономического состава (в первую очередь, видового разнообразия) растительного мира Земли и его территориальных подразделений в трех основных аспектах: а) собственно видовое и расовое разнообразие растений территории в ходе полевых исследований и изучения коллекций; б) регистрация местообитаний и сообществ, где произрастает тот или иной вид; в) количественная характеристика местной популяции вида (локальной, ценотических).

§ 2. Общий анализ флоры изучаемой территории, оценка ее общего разнообразия — таксономического (начиная с видового) и типологического (ареалогического, экологического, структурно-функционального).

§ 3. Разностороннее изучение пространственной (отчасти пространственно-временнóй: сукцессионной) структуры биохорологического разнообразия растительного покрова той или иной территории, завершаемое «внутренним» районированием. Оценка биохорологического разнообразия проводится по тем же признакам, что и общего (раздел 2), однако в случае существенного эколого-географического и географического варьирования популяций вида учитываются признаки вида в пределах изучаемой территории и ее частей (пример: спектр подзон, освоенных видом в том или ином секторе Арктики).

§ 4. Подключение местного (внутреннего) районирования изучаемой территории к глобальному (планетарному) районированию. Эта задача требует привлечения данных о флоре, по меньшей мере соседних фитогеографических областей (прежде всего таксономических, в первую очередь — о видовом составе), но, желательно, также и типологических характеристик флоры (ареологических, экологических, биоморфологических и др.). Для Севера (тундровой и таежной зон) обычно используется координатная система: биогеографических координат (Юрцев, 1965, 1968). Одномерное зональное районирование также имеет немало не вполне согласованных версий и свою секторальную специфику.

§ 5. Флорогенетическая интерпретация данных анализа биологического и биохорологического разнообразия изученной флоры и ее связей с другими региональными флорами. Флорогенетический анализ предполагает разработку системы географо-генетических элементов. Желательно предпослать ему последовательное рассмотрение исторических гипотез. Итогом является реконструкция истории флоры как одна из сторон истории ландшафтов и растительного покрова. Для комплексных проектов желателен палеогеографический контроль гипотез и синтез.

§ 6. Современные тренды флоры. Прогноз развития растительного покрова на разные сценарии.

§ 7. Мониторинг биологического и биохорологического разнообразия — долгосрочный и краткосрочный. Проверка прогнозов.

§ 8. Распознание актуальных и потенциальных видов и их географических популяций под угрозой исчезновения. Сигнал органам, принимающим решения.

Ниже рассмотрены дополнительные возможности, представляемые методом конкретных флор для решения основных («классических» и новых) задач сравнительной флористики. Высокая структурированность модели растительного покрова на уровне ЛФ — на контакте внутриландшафтного и регионального уровней и ее универсальность (охват всех сообществ и экотопов) определяют ее особую значимость и для мониторинга БР. Поэтому именно эта модель способна стать основой «анатомии флоры» (Юрцев, 1957а, б), учета всех ее факторов и уровней дифференциации и их укомплектования и самоподдержания.

Теперь кратко рассмотрим вклад (актуальный и потенциальный) школы Толмачева в решение задач флористики.

§ 1. Инвентаризация. В области первичной (в поле) инвентаризации флоры подход школы Толмачева значительно повышает достоверность констатации отсутствия того или иного вида во флористическом списке (хотя 100 % достоверность — лишь в идеале). Полнота выявления региональной флоры методом Толмачева достигает 95 % от списка, полученного объединением данных из всех источников. Конечно, оптимальные результаты дает сочетание обследования представительной сети конкретных или локальных флор в географических пунктах и контрольных дальних маршрутов с остановками на «перспективных» местообитаниях. При обследовании флоры методом регулярных (примыкающих) квадратов географически и экологически представительный минимум квадратов должен быть обследован в соответствии с установками школы Толмачева — т. е. специально. При обычной лимитированности кадров, времени и средств неизбежна дифференциация «проб флоры» (локальных флор) по степени детальности обследования (Юрцев, 1975а, б): минимум опорных локальных флор (с многократным обследованием) целесообразно приурочивать к пунктам биологических станций или заповедных территорий.

Метод конкретных флор значительно расширяет возможности регистрации экотопов и сообществ, характерных для каждого вида, с выделением основных, а также составление в поле эколого-ценотических характеристик каждого вида. При более длительном обследовании локальных флор (ЛФ) практикуется составление геоботанических описаний для основных (желательно большинства) сообществ. Нередко проводят также систематизацию и описание парциальных флор мезоэкотопов (ранга урочищ), а также оценка (в баллах или иным способом) широты экологической амплитуды вида в данной ЛФ (полезно использовать методы прямой или непрямой ординации). В результате накапливаются эколого-ценотические портреты каждого вида для различных пунктов его ареала (ценный материал для баз данных) — в текстовой или обобщенно-формализованной форме. Создание стандартной системы описания экотопов — унифицированной хотя бы для крупных секторов зоны — могло бы составить предмет обсуждения за круглым столом. Важная задача «полевого» флориста — привязка ПФ к факторам местоположения, стабильным относительно динамичной биоклиматической зоны.

Количественная оценка (демографических) популяций каждого вида была бы оправдана для каждого уровня иерархии флор — парциальных (от сообществ до местностей — макроэкотопов), конкретных или локальных (уровня ландшафта) и региональных. В поле должны быть получены количественные данные для ценотического и других внутриландшафтных уровней (парциальная активность и/или ее компоненты), и ландшафтного (ландшафтная активность); совокупность этих оценок в камеральных условиях дает возможность оценки географической, или региональной, активности. Для нечетких множеств (в том числе сообществ и флор) вполне оправдана (а нередко и является единственно возможной) оценка активности в баллах (т. е. в шкале порядков), с учетом трех компонентов: встречаемости (включая константность — т. е. постоянство для данного сообщества или микроэкотопа), широты экологической амплитуды (но это — один из компонентов встречаемости) и уровня обилия или проективного покрытия (ПП) на характерных для вида экотопах. Для ландшафтов определенного типа достаточно двух компонентов: встречаемости и характерного обилия. Активность интерпретируется как мера преуспевания данной популяции вида (зависящего от соответствия ценобиотических и экологических качеств вида ландшафтно-климатическим условиям данной территории) и апроксимируется физической моделью степени заполнения видом своего «горизонта жизни» — т. е. относительным проективным покрытием (предел — 100 % заполненность). При невысоких средних значениях ПП более высокая встречаемость оценивается выше, чем высокое ПП в единичных пятнах. Оценка ландшафтной (и парциальной—внутриландшафтной) активности через ПП, т. е. в более сильной шкале отношений (Юрцев, Семкин, 1980), целесообразна лишь для видов с высокой встречаемостью. В шкале отношений ландшафтная активность вида может быть найдена как среднее проективное покрытие вида или как сумма произведений его среднего ПП в каждом населенном им типе экотопов на долю (ПП) этого типа экотопов от общей площади территории (для данного подсчета нужна крупномасштабная карта растительности или дешифрированные аэрофотоснимки). Данное представление активности особенно содержательно.

Наконец, подчеркну, что у видов с разной жизненной стратегией одна и та же степень заполнения их горизонта жизни достигается доминированием (у виолентов — конкурентно-мощных видов), устойчивостью к среде, создаваемой доминантами (ценопатиенты — стресс-толерантные виды) или способностью быстро заселять нарушенные территории (эксплеренты-рудералы). Для высокоактивных видов определение основных экотопов может быть проблематично, но если оно четко выражено — эти виды включаются во флороценотический комплекс как модальный элемент.

Сама постановка названных выше вопросов характерна именно для школы Толмачева.

§ 2. Общий анализ всей изученной флоры — таксономический и типологический — т. е. **общая оценка БР** растений на изученной территории — типичен для всех школ флористики. Схема анализа: а) попарное сравнение видового состава всех локальных флор; б) переход от множеств видов к их фактор-множествам по различным таксономическим (роды, семейства), а затем и типологическим параметрам. Число видов и их доля от общего видового разнообразия определяют «вес» надвидового таксона и типологического элемента или фракции. При этом виды обезличены и служат лишь счетными единицами; в) сравнение тех же флор по видовому составу каждого крупного надвидового таксона или элемента (или фракции) по отдельности, что предоставляет новые возможности для понимания формирования флоры. Особенно важно для дальнейшего анализа показать распределение видового разнообразия по градациям встречаемости.

§ 3. Выявление и оценка биохорологического разнообразия флоры изученной территории и ее «внутреннее районирование», т. е. разделение без поправок на планетарные стандарты. Общее видовое разнообразие имеет иерархическую структуру, где каждый уровень вносит свой вклад. Узловой уровень, удобный для анализа (уровень элементарных или локальных флор — рис. 1, 2) — в нем представлены все или почти все классы экотопов, но соотношения элементов усреднены.

Кривая встречаемости (константности) видов в пределах достаточно крупной фитохории (например, ранга подпровинции) (рис. 1, 2) имеет крутой наклон (спуск) в интервале от максимума (до 130 видов в одной ЛФ) до отметки на оси абсцисс на 2—4 ЛФ меньше, после чего она постепенно становится пологой (тем более, чем экологически разнообразнее территория подпровинции), но нигде не спускается до 0. В области 1—3 ЛФ на оси абсцисс (редкие виды) умещается не менее 20 % всех видов («резерв»); ей противостоит более растянутая зона максимальной встречаемости (от 80 до 100 %), виды которой образуют регулярное «ядро». Как и при работе с таблицами видового состава сообществ в школе Браун-Бланке, особый интерес для выявления фитохорологического разнообразия представляет зона, включающая от 20 до 80 % (или, может быть, 25—75 %) видов. Она объединяет виды с разным типом («узором») распространения в пределах территории изученной флоры: 1) часть территории (например, северная или южная, западная или восточная) заселена со встречаемостью около 100 %, другая — с низкой или нулевой встречаемостью; 2) сложный узор распределения (так называемая макромозаичность) с чередованием заселенных и незаселенных им ЛФ. Оба типа имеют ряд вариантов. Виды с очень низкой встречаемостью обеспечивают неповторимость видового состава, с высокой — повторяемость, (ординарность) (но могут дифференцировать перепадом встречаемости). Таким образом, качественный анализ пространственного распределения видов в «средней зоне» дает «узор распределения», тогда как количественный — оценку активности. Для видов с перепадом активности в «средней зоне» для подсектора с регулярной встречаемостью дается отсылка к соответствующей градации активности в «ядре флоры».

Редкие виды обычно имеют остаточное (реликтовое) распространение или «случайное» (адвентивные виды). Высоко-константные виды могут отличаться баллом активности в разных ЛФ или экотопах.

Для выявления флористических контуров уровня выше ЛФ полезно попарное сравнение списков ЛФ обширной территории по симметричным (меры сходства)

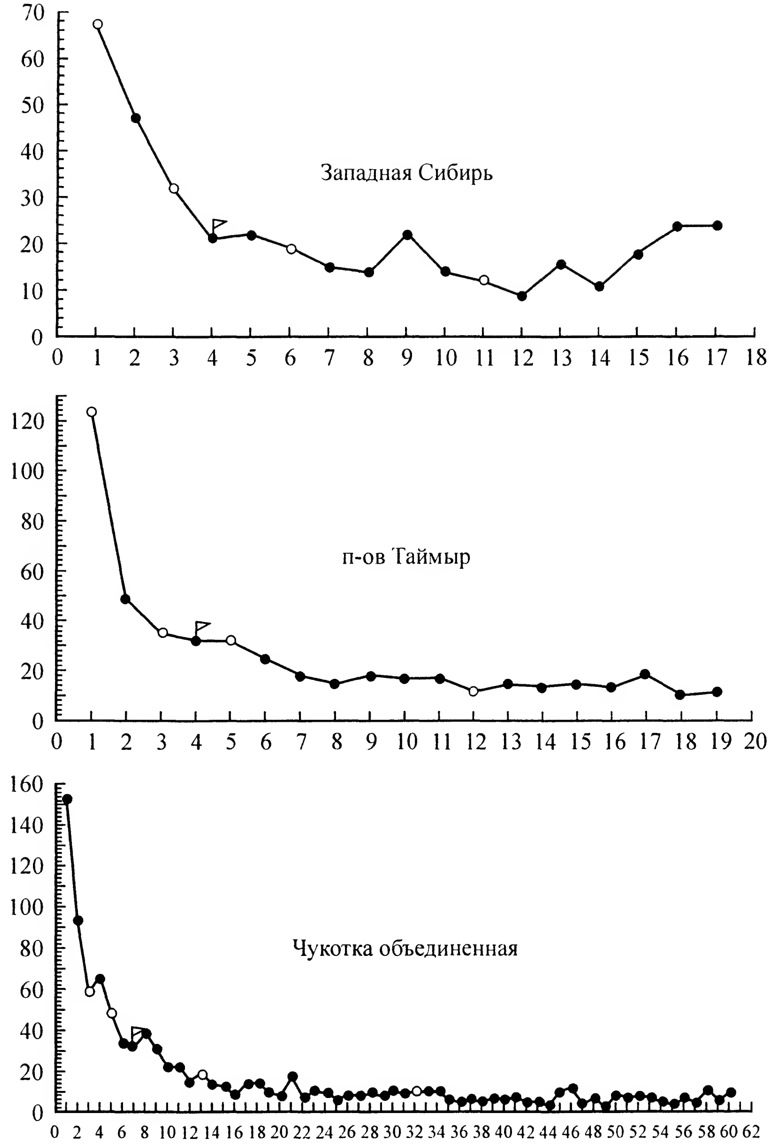


Рис. 1. Кривые встречаемости видов в совокупности локальных флор (ЛФ) Ямало-Гыданской подпровинции Западно-Евразиатской провинции, Таймырской подпровинции Восточно-Сибирской провинции и в объединении флор четырех подпровинций Чукотской провинции Арктической флористической области.

По оси ординат — число видов в том или ином классе встречаемости, по оси абсцисс — число ЛФ с тем или иным числом видов. Полым кружком разделены группы ЛФ, насчитывающие приблизительно 1/5 видового разнообразия, флажком — приблизительно половину.

или несимметричным мерам (меры включения — последние для неравновеликих множеств). Нанесение контуров полученных кластеров и субкластеров на карту облегчает деление территории на естественные районы; оно, в частности, показывает относительное (выраженность) значение широтных и долготных рубежей: так, в Западно-Сибирской Арктике и на Таймыре на первое место выходят широтные (зональные) рубежи, а на Чукотке — долготные (либо те и иные имеют равное зна-

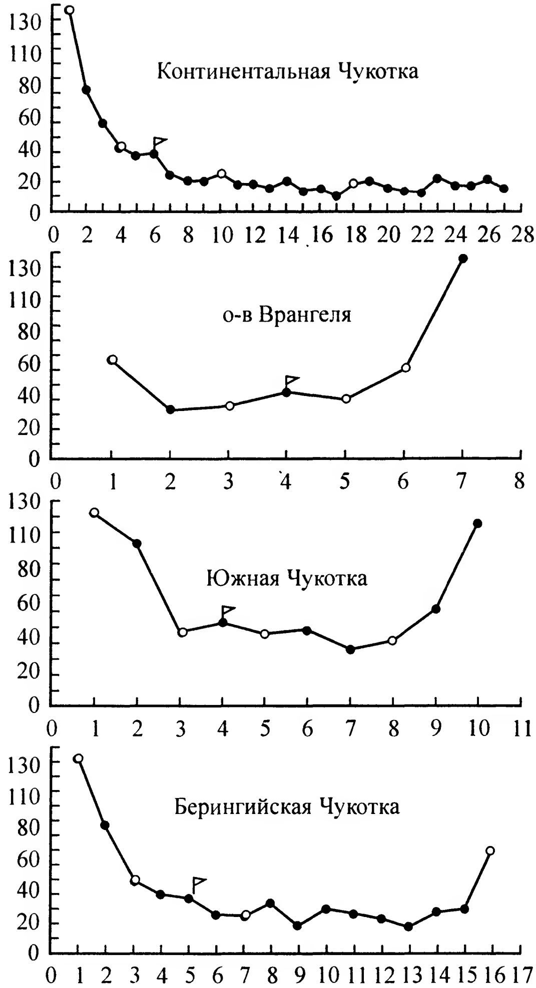


Рис. 2. Кривые встречаемости видов в совокупности ЛФ Континентально-Чукотской подпровинции, подпровинции о-ва Врангеля, Южно-Чукотской подпровинции, Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области.

Параметры и условные обозначения, как на рис. 1.

чение). Наконец, для интерпретации отношений сходства/различия перспективно дополнить сравнение полных флористических списков сравнением видового состава основных широтных и долготных фракций раздельно.

Дальнейший ход анализа пространственной структуры таксономического и типологического разнообразия флоры обширной флористически неоднородной территории можно представить в соответствии с критериями удельного видового разнообразия (specific species diversity) и коэффициента пространственного разнообразия (Малышев, 1987).

А. Точечное нанесение на картосхему всей территории или на картосхемы крупных естественных выделов (например, крупных секторов Арктики: Западно-Сибирского, Таймырского, Чукотских) значений видового богатства ЛФ с последующим выявлением зональных и секторальных закономерностей и учетом результатов анализа средней зоны кривых встречаемости видов в совокупности ЛФ.

Исходные данные по ВР всех ЛФ целесообразно дополнить средними показателями (среднее ВР локальной флоры) для каждого сектора в целом и для разных подзон в их пределах, также крайними вариантами (минимальное и максимальное значения) и долей средней от объединения (не от суммы) значений видового богатства всех ЛФ данного сектора. Полезно также нормировать данные по ВР локальных флор отношением их к полному ВР соответствующего сектора — то есть выразить ВР через долю от полного ВР фитохории. В нашем случае эта доля оказалась сходной в секторах с разным уровнем видового богатства (0.1 и менее в самых северных подзонах, 0.5—0.6 в южных). В районах менее протяженных, с более однородной флорой эта доля выше (до 0.7—0.8 в самых богатых ЛФ о-ва Врангеля).

Б. Тезис Толмачева «показателем истинного видового богатства региональной флоры является число видов в конкретной флоре» пришлось дополнить другим тезисом: «о не меньшем значении биохорологического разнообразия» — разнообразия конкретных или локальных флор, что и лежит в основе коэффициента пространственного разнообразия. Этот, второй, фактор «анатомии флоры» можно выразить с помощью различных параметров, как то: среднее различие конкретных или локальных флор территории (и ее районов). Общее варьирование очерчено показателем: «ошибка средней», а также разностью объединения всех ЛФ фитохорий и среднего ВР ЛФ. Он зависит также от распределения редких видов — **самых редких**, встреченных 1 раз в сети ЛФ данной фитохории, и **очень редких**, встреченных 2—4 раза (обе группы составляют крутую (левую) часть кривой константности). Распределение самых редких и очень редких видов резко неравномерно. Оно приурочено, прежде всего, к ЛФ наиболее сильно расчлененных, литологически пестрых ландшафтов или на стыке ландшафтов, к тому же наилучше изученных (более 1 полевого сезона) Такие флоры иногда сближаются по показателям сходства через «голову» многих ординарных флор, расположенных между ними (чаще же соседние пункты имеют и наиболее сходные ЛФ). Ярким примером могут служить 2 локальные флоры: на стыке Западно-Чукотского и Центрально-Чукотского округов Континентально-Чукотской подпровинции (средний Паляваам) и на стыке Континентальной и Берингийской Чукотки (район Амгуэмского моста); обе расположены в межгорной котловине с низкогорным обрамлением, включают кислые и основные горные породы и служат очагами остепнения (анклавы подзоны южных гипоарктических тундр). Этот пример наглядно показывает, что попарное сравнение всех ЛФ обширной территории иногда дает материал для картирования (а не районирования) флоры, для последнего же важны пусть менее резкие, но однонаправленные пространственные изменения ЛФ на сходных местоположениях.

В. При попытке выявить традиционные широтно-зональные ряды обеднения флоры с юга на север в отношении ее таксономического разнообразия (Матвеева, 1998; Юрцев и др., 2002) мы столкнулись с уже упоминавшимся феноменом макромозаичности — чередованием бедных и богатых ЛФ на всем протяжении зональной трансекты, что затушевывает или даже замещает ожидаемое одностороннее обеднение. Чтобы понять это явление, нужна классификация ландшафтов, к которым приурочены данные ЛФ — по разнообразию форм рельефа и литологии, а также анализ поясной дифференциации флоры и растительности, снижающей эффект зональных смен. На этом этапе необходим анализ внутриландшафтной структуры ЛФ с выявлением парциальных флор (в том числе ценофлор) разного ранга и их вклада в видовое разнообразие. Количественную оценку участия вида во флоре экотопа отражает термин парциальная активность. Основанием иерархии парциальных флор обычно служит уровень сообществ — ПФ микроэкотопов, отражаемый совокупностью геоботанических описаний — releve, но иногда и уровень ПФ мезоэкотопов — урочищ. Уровень ПФ макроэкотопов (местностей) дает уже усредненные соотношения элементов флоры, приближающиеся к таковому в ЛФ (флоре мегаэкотопа — ландшафта).

Наименее разработана (фактически еще не разработана) шкала географической (региональной) активности. Первый этап в оценке географической активности — установление градаций встречаемости в ЛФ не ниже 70—75 % и не выше 25—30 % (виды с перепадом активности на целостных частях территории рассматриваются раздельно). Второй этап — констатация градаций активности, по крайней мере, в значительной части ординарных ЛФ. Ниже приведены модифицированная шкала ландшафтной активности (табл. 1) и проект шкалы региональной активности (табл. 2).

Г. Для разграничения долготных секторов могут быть применены 4 классификации (в дополнение к кластерному анализу).

1. **По долготному сектору** Арктики, к которому приурочена арктическая часть ареала вида (для крупных секторов, таких как Азиатская Арктика, требуется возможно большая предварительная унификация выделов секторов).

2. В случае, если крупные сектора в области долготного распространения вида прерваны дизъюнкцией, возможна дополнительная классификация видов **по положению долготной дизъюнкции** (что широко применяется, например, для амфиокеанических видов из циркумполярной фракции).

3. При выделении релятивных фракций долготных элементов (Юрцев, Камелин, 1991) принимается во внимание положение центра современного ареала относительно данной фитохории (сектора). В северных флорах выделяются 4 долготные фракции: циркумполярная (с включением амфиокеанических элементов), равновесная (симметричная), нециркумполярные, западная и восточная.

4. Специального внимания заслуживает доля стенохорной равновесной нециркумполярной фракции, включающая стенохорные дифференциальные виды: эндемики, коэндемики, неэндемичные дифференциальные и кодифференциальные. Так, в Западно-Сибирском секторе таковых всего несколько (практически нет настоящих эндемиков), тогда как в Чукотском секторе их около 240, в том числе 80 эндемиков (около 30 на о-ве Врангеля). Доля циркумполярных видов в Западно-Сибирской Арктике с юга на север изменяется от 1/4 до подавляющего большинства, тогда как на Чукотке во всех подзонах она равна 1/3; при этом циркумполярные виды утрачивают лидирующие позиции.

Д. Солярная зональность, отражающая теплообеспеченность лета, всегда в фокусе внимания в разных разделах анализа флоры, в том числе и таксономического. Иногда она сглажена макромозаичностью ЛФ или даже затушевана, что говорит о буферности флор, свойственной в первую очередь поясно дифференцированным ЛФ. Предметом специального анализа зональная дифференциация флоры становится в разделе широтно-географического анализа. Для Арктики выделяются три широтных фракции: криофитов — арктическая, гемикриофитов — гипоарктическая и некриофитов — бореальная. На втором этапе фракции делятся на элементы. Так, фракция криофитов объединяет три широтных элемента: арктический, метаарктический (общий для Арктики и высокогорий Субарктики) и аркто-альпийский. Соотношение этих категорий позволяет разделить крупные региональные флоры. Они требуют также флорогенетической интерпретации. При этом вскрываются и интересные региональные закономерности. Так, в гипоарктической группе подзон Западно-Сибирского сектора и в трех подсекторах Чукотки доля гипоарктических видов (гемикриофитов) всегда около 1/3, на Таймыре и Чукотском полуострове (Центральная Берингия) — около 1/4, зато повышена доля криофитов. Со-

ТАБЛИЦА 1

Схема определения ландшафтной активности (Юрцев, 1968, 1987 с изм.)

Обилие	Виды									
	эвритопные		гемиэвритопные		гемистенотопные		стенотопные			
							обычных экотопов		редких экотопов	
	Повсеместно	Спорадически	Повсеместно	Спорадически	Повсеместно	Спорадически	Постоянно	Непостоянно	Постоянно	Непостоянно
Обильно	V	[>II]	IV	[II]	>III	II	III	II	>II	I
Необильно	IV	[II]	>III	>II	III	II	<III	<II	II	I
Единично	[III]	[II]	III	<II	<III	I	>II	I	I	I

Примечание: I — неактивный, II — низкоактивный, III — среднеактивный, IV — высокоактивный, V — особоактивный. В квадратные скобки заключены сочетания компонентов ландшафтной активности, не встреченные в изученных ЛФ.

ТАБЛИЦА 2

Схема определения балла региональной активности и региональной константности

Градации региональной константности (встречаемость в совокупности локальных флор фитохории)															
низкая (1—25 %)			средняя (26—75 %)				высокая (76—100 %)								
Заходящие (окраина сплошного ареала)	Макромозаичная (узор распр.)		С перепадом активности	Макромозаичная			С перепадом активности	Макромозаичная				Гомогенная константность			
N/S, W/E	(2–4)	(1–2)	N/S, W/E, NE/SW	(1-2)	(2–4)	(4–5)	N/S, W/E, NE/SW	(1-2)	(2 4)	(3–4)	(4–5)	①	②	③	(4–5)
	↓	↓		↓	↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	2	1		1–2	2–3	4		2	3	4	5	2	3	4	5

Примечание. В кружке — баллы активности в ЛФ; 1—5 — баллы региональной активности: 1 — неактивные, 2 — низкоактивные, 3 — среднеактивные, 4 — высокоактивные, 5 — особоактивные. Латинскими символами показано направление изменения региональной активности вида: N/S — с севера на юг, W/E — с запада на восток, NE/SW — оба направления. При перепаде активности вид рассматривается раздельно в подчиненных фитохориях с высокой и низкой (или нулевой) региональной активностью.

отношение долготных элементов достойно учета и анализа на разных уровнях иерархии флор: региональном (в том числе по подзонам каждого сектора), ландшафтном (ЛФ) и внутриландшафтном (ПФ, ценофлоры). Сравнение ПФ однотипных местоположений в разных подзонах — один из важных инструментов выявления подзональной дифференциации растительного покрова: он, в частности, позволяет выявить сообщества и комплексы, наиболее чувствительные к теплообеспеченности лета.

Важный критерий зональных сдвигов — изменение (перепад) активности. Полезна классификация видов по максимальной активности в той или иной подзоне, однако очень часто в разных секторах этот показатель изменяется (как и долготное простирание ареала в разных подзонах).

Следует сознавать, что сопряженность зональных изменений разных признаков и структур, как правило, неполная; причем эти проявления могут образовывать несколько плеяд. Часто ставится задача сравнения флор разных зональных полос комплексного обоснования. Одно из важных подзональных изменений в Арктике — изменение видового разнообразия деревянистых растений разных классов размеров. Выделяются 4 класса: простратные и подушковидные кустарнички; гемипростратные и ортотропные кустарнички; низкие кустарники; высокие кустарники, стланики и низкие деревья. Именно деревянистые растения образуют жесткий каркас надземной части сообществ и определяют мощность фитостромы. При этом одни виды (менее специализированные) свободно меняют вертикальные размеры в зависимости от внешних условий; другие (специализированные) сохраняют свой размерный класс. При сравнении разных подзон один и тот же вид в разных подзонах должен учитываться по максимальному (не случайному) высотному классу. Специализация, как правило, свойственна двум нижним классам.

Е. Итогом проведенного кропотливого сравнительного анализа флоры достаточно обширной территории (включая административные) явится разграничение естественных флористических районов комплексного обоснования, но не установленного ранга («предварительных районов»).

§ 4. Следующим этапом явится **подключение данного рабочего районирования к глобальному**; в Арктике — включение ее в систему подзон тундровой зоны, а также в систему провинций и подпровинций Арктической флористической области (АФО). Сравнение флор секторов на предыдущем этапе в принципе намечает путь к решению этой задачи. Прежде всего, должен быть рассмотрен состав дифференциальных и кодифференциальных элементов для определенных подзон. Но было бы крайне важно для решения этой задачи, если бы мы имели систему опорных (реперных) ЛФ для циркумполярной Арктики, а также средние показатели для таксономических и различных типологических параметров разных секторов. Этот путь следует из установок школы — метода КФ.

§ 5. История флоры. Восстановление истории формирования и развития флоры страны — одна из самых трудных и в то же время увлекательных задач, с выходом в долгосрочный прогноз и в цикл геоисторических дисциплин и в палеогеографию. Концепция и метод КФ (и ЛФ) позволяют выявить иерархическую структуру региональной флоры, особенности которой требуют исторической и палеогеографической интерпретации; метод позволяет также точнее очертить ценофлоры и флороценотические комплексы и их ландшафтные позиции в разных подзонах и секторах, законы сочетаемости видов, выявить реликтовые комплексы видов и эколого-ценотические факторы их распределения. Это повышает достоверность исторической реконструкции. Данные эти неоценимы для конструирования эколого-географо-генетических элементов флоры. Ориентация концепции ЛФ на ландшафт определяет значение ЛФ для реконструкции палеоландшафтов.

§ 6. Тренды флоры, прогноз для разных сценариев. Восстановление истории флоры справедливо считают «ретроспективным прогнозом». Дальнейший этап — выявление современного тренда флоры, что явствует из современной экотопологической структуры ЛФ, состава группы видов с повышенной активностью. Как уже не раз говорилось, КФ (и ЛФ) в их тесной связи с абиотическими компонентами (факторами местоположения) и климатом соответствуют важной ступени в иерархии экосистем. Отсюда их центральная роль в прогнозировании трансформации ландшафтной оболочки (включая почвы и растительность) при разных (в том числе глобальных) изменениях климата.

§ 7. Мониторинг изменения БР на уровне ЛФ. Из вышесказанного видно центральное значение ЛФ как объекта ботанического мониторинга на границе внутриландшафтного (в том числе ценотического) и регионального уровней, охватывающего все экотопы и сообщества того или иного ландшафта или области сочленения двух и более ландшафтов. Вероятность не 100 %-го выявления очень редких видов не может служить причиной отказа от самого мониторинга, тем более что соотношения разного рода таксонов и/или типологических элементов обычно достаточно устойчивы. Мониторинг на уровне ЛФ дает общую ориентировку в строении и составе всех категорий ПФ и сообществ, изменении активности видов, необходимости принятия мер охраны конкретных видов. Долгосрочный (long-term) мониторинг позволит получать прямые ряды наблюдений за состоянием видов и таксонов, процессами видо- и расообразования (эволюция видов), флорогенеза, филоценогенеза (эволюция сообществ), эндогенными сукцессиями и почвообразованием. По сравнению с зоомониторингом он существенно дешевле, так как интервалы между очередными циклами наблюдений могут быть длительными (10—100 лет). Для получения более точной информации за объектами в критическом состоянии или за индикаторными видами (у своих границ распространения) могут проводится более краткосрочные и точные промеры на пробных площадках или трансектах.

Ряд проблем, возникших при создании сети долгосрочного мониторинга, обсуждается в других статьях (Юрцев, 1998, 2000; Юрцев и др., 2001) и требует специальных подходов. Один из них — придерживаться при повторных инвентаризациях тех же границ и параметров (что не исключает проведения дополнительных наблюдений и измерений). Требуется критическое отношение к номенклатуре таксонов (с достоверной синонимизацией принятых ранее и теперь названий). Желательна двухфазная регистрация ландшафтной активности вида: а) трехбалльная — I (низкая), II (средняя) и III (высокая), так как в эту систему нетрудно перевести практикуемые часто оценки в шкале наименований компонентов активности, типа «часто и обильно», «однажды» и т. д.; и б) пятибалльная, где балл I разбивается на I и IA (неактивный), а III — на III и IIIA (особо активный).

Программы мониторинга для разных пунктов сети могут отличаться детальностью — более высокой в менее многочисленных опорных пунктах (создаваемых при биологических станциях и особо охраняемых природных территориях). Особую проблему представляет хранение информации, в том числе характеристик состояний локальных популяций вида в разные циклы наблюдений: наряду с компьютерными базами данных желательны публикации (hard copies) небольшим тиражом и в форме CD.

§ 8. Охрана видов, находящихся под угрозой вымирания. Это прикладная проблема флористики и основание для финансирования. Вместе с тем учет, изучение и охрана редких видов (критический момент программ мониторинга и один из факторов поддержки пространственного разнообразия флор) тесно связаны с проблемой реликтов и имеют особую значимость для восстановления истории флоры и прогноза ее развития. В этом разделе программ флористики метод КФ создает регулярную основу для выявления, учета, изучения и охраны редких видов. Но и при планировании сети мониторинга БР нужно стремиться к тому, чтобы любой раритет входил хотя бы в один пункт сети.

Заключение

Приведенный краткий очерк задач флористики заметно отличается от такового, приведенного ранее (Юрцев, 1968), по ряду разделов, отразивших новые запросы к биологии со стороны мирового сообщества; в их числе — анализ пространственной и пространственно-временнóй структуры биологического и биохорологического разнообразия растительного покрова, мониторинг БР, осознание структурированности даже элементарных флор регионального уровня, функциональная концепция флоры как системы популяций и др. Предлагаемый алгоритм анализа флоры ориентирован на компьютерные программы (информационная система IBIS).

Не все разделы программы реализованы: алгоритм уточняется и улучшается в процессе обработки огромного материала, накопленного по ЛФ Азиатской Арктики и сопредельных территорий (см. также Юрцев и др., 2001, 2002). Эти работы остаются почти неизвестными зарубежным ботаникам, хотя в рамках международной программы CAFF сделаны шаги к созданию циркумполярной сети мониторинга БР, включающие и функциональные характеристики флор. Новые возможности содержат перспективы использования GIS-технологий.

Благодарности

Изложенные методы и результаты их применения разрабатывались в процессе коллективных работ с другими сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН РАН в разных частях Азиатской Арктики. Выражаю им всем сердечную признательность. Особую признательность — А. А. Звереву, автору информационной системы IBIS, за компьютерную обработку данных. Наша общая благодарность создателю научной школы А. И. Толмачеву и создателю научного коллектива Б. А. Тихомирову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Золотухин Н. И. Опыт флористических исследований на уровне фитохорий наименьшего ранга (на примере Алтайского заповедника) // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 90—104.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Малышев Л. И. Современные подходы к количественному изучению флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 142—148.

Марина Л. В. Опыт сравнительного анализа высокогорных флор речных бассейнов хребта Куркуре (Восточный Алтай) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 285- -292.

Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экотопологической структуры // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987.

Матвеева Н. В. Зональность и растительный покров Арктики. Л., 1998. 200 с.

Семкин Б. И. Дескриптивные множества и их применения. I. Анализ сложных систем. Владивосток, 1973. С. 83—94.

Табака Л. В. Некоторые итоги сравнительного изучения флоры природно-территориальных подразделений Латвии // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 101—109.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. I. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. бот. об-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Полярн. Комисс. 1932—1935. Вып. 8, 13, 25.

Толмачев А. И. О количественной характеристике флор и флористических областей // Тр. Северной базы АН СССР. 1941. Вып. 8. С. 3—37.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 156 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 761—774.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический анализ растительности и флоры горного узла Сунтар-Хаята (Верхояно-Колымская горная страна): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1965. 33 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А. Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике» // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 9. С. 1399—1407.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975а. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Юрцев Б. А. Координация исследовательских программ разной интенсивности как подход к комплексному изучению биосферы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1975б. № 4. С. 618—623.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Изучение и сохранение биологического разнообразия: вклад сравнительной флористики // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 14—34.

Юрцев Б. А. Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Л., 2000. С. 12—19.

Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е. и др. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. 1—28.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 81 с.

Юрцев Б. А., Семкин Б. М. Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 12. С. 1706—1718.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

SUMMARY

In 1931, A. I. Tolmachev (1903—1979) enriched the methodology of comparative floristics by the concept and method of concrete, or elementary, flora, which had plenty of consequences for its development in Russia and neighbouring countries. It reduced considerably a gap between elementary objects of geobotany (plant community) and floristics (flora of an area or a subprovince), structured a concept of «regional flora», enlarged the field of using statistics in floristics; it intensified floristic searching, got floristics closer to the landscape science (elementary flora as a sort of a «quantum» of plant cover) and ecology (as a science of ecosystems); it initiated the rise of a number of derived concepts and terms such as «local flora», «flora of a river basin», hierarchy of partial floras. The eight basic goals in comparative floristics are formulated, including analysis of spatial and temporal structure of biodiversity, monitoring biodiversity at a local flora level, and the possibilities of approaches of Tolmachev's school to solving them are shown. Factors of specific richness of a regional flora and of its spatial diversity are analysed, one of the most important ones being the history of the flora.

УДК 582.734

© **Р. В. Камелин**

ГЕОГРАФИЯ И ФИТОЦЕНОЛОГИЯ *PRUNUS* (*AMYGDALUS*) *PEDUNCULATA* (*ROSACEAE*)

R. V. KAMELIN. THE GEOGRAPHY AND THE PHYTOCOENOLOGY OF *PRUNUS* (*AMYGDALUS*) *PEDUNCULATA* (*ROSACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Гербарий
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.10.2003

Описаны ареал *Prunus pedunculata* (Pall.) Maxim. (= *Amygdalus pedunculata* Pall.) и сообщества, образуемые этим видом в Монголии, в том числе как в степных регионах, так и в горно-пустынных участках Гобийских пустынь. Обсуждаются вопросы истории растительного покрова Монголии и возможное происхождение вида *Prunus pedunculata*.

Ключевые слова: география растений, фитоценология, *Rosaceae*, *Prunus pedunculata*, Монголия.

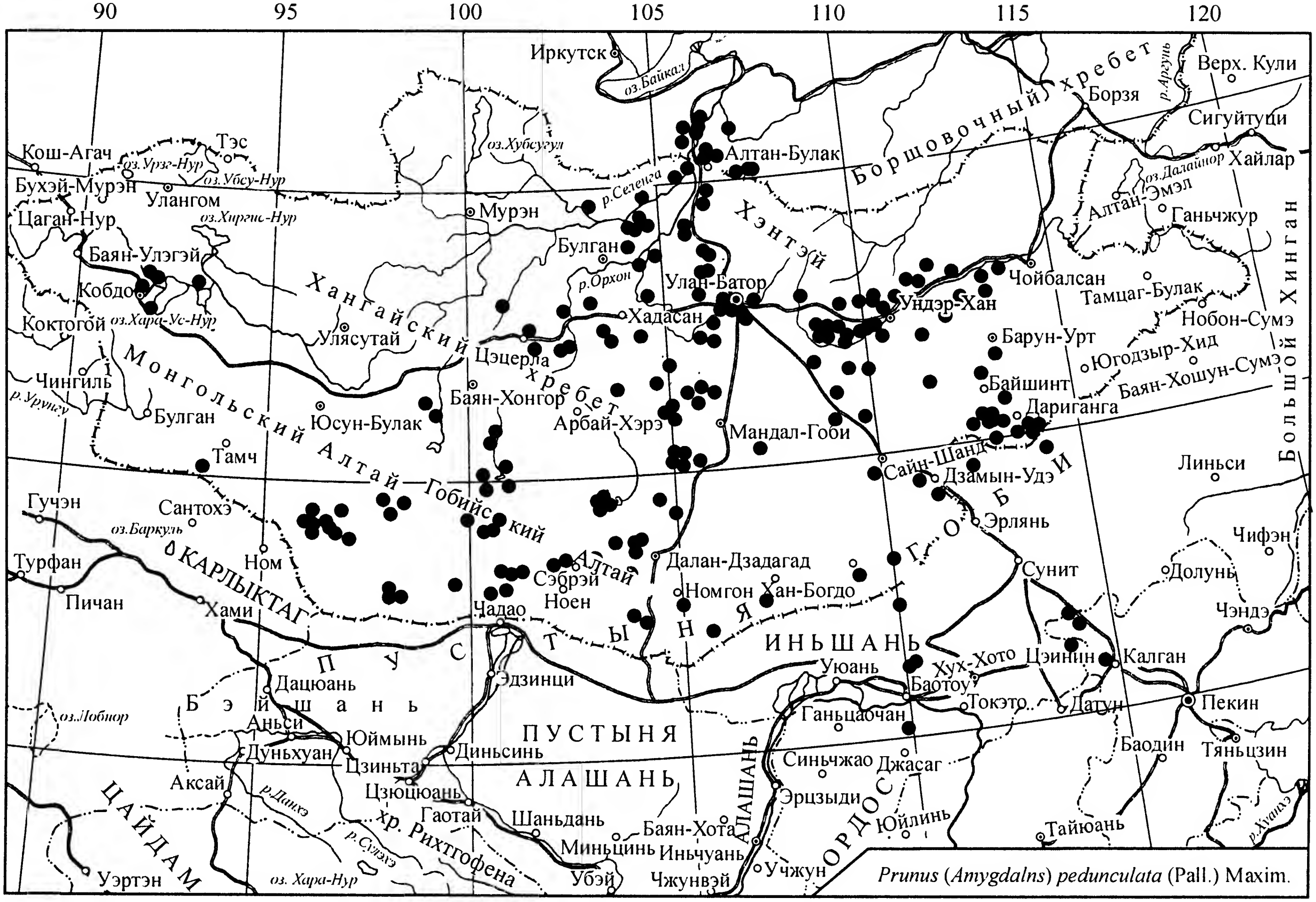
Настоящее исследование продолжает серию публикаций по сообществам мезоксерофильных и ксерофильных низких деревьев и кустарников, начатую мною статьей по *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. (Камелин, 1994). Эти сообщества определяют особое своеобразие растительного покрова Монголии (главным образом Восточной Монголии, относящейся к Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции) (Миркин и др., 1984). Однако в отличие от сибирского абрикоса *Prunus pedunculata* (Pall.) Maxim. и по общему ареалу, и по образуемым им сообществам не является собственно дауро-монголо-маньчжурским видом. На территории Монголии этот вид компенсирует *Armeniaca sibirica* на более западных и юго-западных территориях, и лишь в немногих участках Дауро-Монголии эти виды растут вместе.

Публикаций по географии и фитоценологии *Prunus pedunculata* мало, они очень кратки и относятся в основном к Бурятии (Малышев, Пешкова, 1984; Пешкова, 1985; Бойков и др., 1990; Hilbig, 1990; Бойков, 1993; Пыхалова и др., 1996). Недавно появились данные по состоянию природных популяций этого вида в Бурятии (Екимова, 2002), но они также не дают представления собственно о фитоценозах этого вида.

Систематическое положение *Prunus pedunculata* точно не определено. Этот вид был описан в роде *Amygdalus* по признакам плода — опушенному, в период созревания сухому и вскрывающемуся околоплоднику. Но по хорошо развитым цветоножкам и широкой короткой трубке чашечки (гипантию) с отогнутыми зубчатыми верхушками чашелистиков он более близок к некоторым видам *Cerasus* s. l., потому и был выделен И. А. Линчевским (1941) в особую секцию *Amygdalus* — sect. *Cerasioides* Lincz. Однако по косточке плода этот вид очень отличается от миндалей, причем форма косточки у него сильно варьирует и в разных популяциях, и в некоторых специально мною обследованных отдельных популяциях, занимающих небольшую площадь. В разных вариантах косточки *P. pedunculata* то более напоминают косточки вишен (например, некоторых видов мелких вишен секции *Amygdalocerasus*, или рода *Microcerasus* (Spach) M. Roem.), то мелкие образцы косточек алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.), то косточки видов родов *Aflatunia* Vass. и *Louiseania* Carr., которые часто относились к миндалям, то, наконец, косточки видов рода *Emplectocladus* Torr. (американские миндали или миндалесливы, пустынные миндали), который тоже обычно не выделяется из рода *Prunus*. Именно эти типы в совокупности связывают друг с другом миндали (*Amygdalus* L. s. str., особенно из секции *Leptopus* Spach), дикие персики (*Persica* Mill.) и род *Cerasus* Mill. в широком смысле (включая *Microcerasus* и другие мелкие роды). Но ботаники, знающие разнообразие прежде всего восточноазиатских, но и североамериканских видов слив, а также очень близких к сливам абрикосов и предковых форм персика, всегда предпочитали широкое понимание рода *Prunus* L. Так поступал и К. И. Максимович (Maximowicz, 1889), относивший *P. pedunculata* к сливам вместе с настоящими миндалями и вишнями. Но следует отметить, что все настоящие миндали, как и абрикосы и персики, — диплоиды с 2n = 16. И даже резко отличающийся от миндалей единственный вид рода *Aflatunia* (*A. ulmifolia* (Franch.) Vass.), который одни ботаники все же относят к миндалям, а другие включают в состав рода *Louiseania*, тоже диплоид (2n = 16). Между тем *P. pedunculata* по образцам из Бурятии оказался тетраплоидом (2n = 32), как и некоторые дикорастущие вишни (например, *Cerasus fruticosa* Pall., с которым и сравнивали *P. pedunculata* по «чашечке») или сливы, а типовой вид рода *Louiseania* — *L. triloba* (Lindl.) Pachom. — октоплоид (2n = 64). Однако и в этом случае не все столь просто, поскольку, по-видимому, *P. pedunculata* был под неправильным названием изучен и ранее (Okabe, 1928), и соматическое число хромосом оказалось изменчивым (2n = 16, 24). Все это очень важно и потому, что обычно синонимом *P. pedunculata* считается еще один вид, впервые описанный как *Amygdalus pilosa* Turcz., который Максимович считал самостоятельным видом *Prunus*. Просмотрев довольно обширный материал по *P. pedunculata* и *P. pilosa* в С.-Петербурге и в Москве, я пришел к выводу, что имеется лишь один сильно изменчивый вид *P. pedunculata*, у которого, однако, возможно, есть ряд цитотипов, и связано это, скорее всего, с гибридогенной природой этого вида, хотя родительские виды можно лишь осторожно предполагать (в лице *Persica davidiana* и *Cerasus tomentosa*).

Ареал *P. pedunculata* (см. рисунок) оказался весьма интересным во многих отношениях. Во-первых, он в ряде участков резко дизъюнктивный, во-вторых, он, безусловно, не является дауро-монголо-маньчжурско-северокитайским, но не может быть отнесен и к числу центральноазиатских. К сожалению, в моем распоряжении было мало образцов из Китая (в том числе из Внутренней Монголии), но я убедился, в частности, в том, что указания этого вида для автономного района Нинься, по-видимому, ошибочны. Они основаны на культивированных образцах, но не *P. pedunculata*, а *Cerasus tomentosa*.

Общий ареал *P. pedunculata* следует определять как западно-дауро-монгольско-северогобийско-северокитайский. Северная граница его характеризуется крупным меридианальным выступом западнее Хэнтейского нагорья, *P. pedunculata* заходит на территорию России до Гусиного озера, Новоселенгинска и селения Билютай в долине Хилка, т. е. примерно до 51° с. ш. Наиболее южные местонахождения вида достигают, видимо, 40° с. ш. в Ордосе, но еще в пределах Внутренней Монголии. Заходит ли этот вид в Шэньси, не ясно. С учетом северного выступа меридианальное протяжение ареала достигает 1200 км. Широтное протяжение около 1700—1800 км, но здесь значительно больше выражены дизъюнкции. Самый западный фрагмент ареала (в основном расположенный примерно близ 92° в. д.) наиболее



Ареал *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* (Pall.) Maxim.

оторван от основных участков ареала. Это район севернее г. Кобдо (Ховд) и оз. Хара-Ус-нур, наиболее близким к которому оказывается местонахождение значительно южнее его, в горах Хувчийн-нуру на южной оконечности так называемой «перемычки» — сложной среднегорной системы, отделяющей впадину Барун-хурай («Джунгарскую Гоби» в природном районировании Монголии) от котловины Алак-нура — наиболее западной части Заалтайской Гоби (примерно 94° в. д.). Начиная с 96° в. д. южная часть ареала представлена рядом фрагментов в горных массивах Заалтайской Гоби, Алашанской Гоби — Хатан-Хайрхан-ула, Сомон-Хайрхан-ула, Эдрэнгийн-нуру, Цаган-богдо-ула, Тост-ула, Ноен-ула, Гурван-Сайхан, Нэмэгэту-ула, Номгон-ула, Хурх-ула и др., а также на южном макросклоне Гобийского Алтая севернее оазиса Дзахой, в Баин-Гоби и Их-баян-ула, Арц-богдо. Севернее, в Долине Озер, *P. pedunculata* есть как на южных низкогорных массивах Хангая (Байдрагийн-гол, Туин-гол), так и на северных макросклонах Их-богдо-улы, Бага-богдо-улы и Арц-богдо, а также в районе песчаной впадины Баин-цзаг. Далее к востоку идут отдельные фрагменты ареала в низкогорных мелкосопочниках Восточной Гоби и Галбын-Гоби, в том числе на территории Внутренней Монголии, а юго-восточнее — в восточной части массивов Иншаня, в северной части Ордоса и в горах Сума-хада и Шара-хада, а также в пограничных горах Дамачун-шань в районе Чжан-цзя-коу (Калгана), около 114—115° в. д. В северной части ареала резко различны 3 района — участки, связанные с северным макросклоном водораздельного Хангайского хр., — от верхнего течения р. Хануй-гол, р-на Цэцерлега и верховий Орхона, а также наиболее восточного массива Дэлгэр-хангай; район северо-восточной части Восточной Гоби и вулканического р-на Дариганги с его песчаными массивами; и наиболее обширный район от среднего течения Орхона и низовий Толы до мелкосопочников Цаган-ундер-ула западнее Чойбалсана. Это собственно весь район степной Средней Халхи, где *P. pedunculata* распространен исключительно по мелкосопочным массивам и самым южным и юго-западным низкогорьям Хэнтейского нагорья (Ноин-ула, Богдо-ула, Южный Хэнтей в районе левобережья Керулена при его повороте после выхода из гор на восток). Наконец, весь северный выступ ареала связан с низовьями Селенги, Орхона и их притоков, прорезающих ряд низких хребтов. Самые низкие высотные отметки в ареале *P. pedunculata* связаны со склонами хребтов в низовьях Селенги (550—600 м над ур. м.), самые высокие — с местообитаниями в крупных горных массивах Заалтайской Гоби (до 1900—2000 м). *P. pedunculata* полностью отсутствует на территории Ононской и Аргунской Даурии (старые сборы из Нерчинска связаны, по-видимому, с культурой?), его совершенно нет в Восточной Монголии, в том числе в Прихинганье, а также в Монгольской части Даурии (по Онону и Улдзу), однако здесь есть единичное местонахождение в каком-то участке южнее сомона Даш-балбар (возможно, что это мелкосопочные массивы Улан-ула?). Район, где *P. pedunculata* растет вместе с *Armeniaca sibirica*, это восточные мелкосопочные массивы Тумэн-цогт и Цаган-ундэр-ула, а также низовья Селенги, Еро-гола и массив Дулат-хан. Во всех иных районах они явно компенсируют (экологически замещают) друг друга.

Безусловно, *P. pedunculata* — значительно более ксерофитный вид. Это типичный листопадный аэроксильный кустарник (никогда не бывающий деревцом), весьма многоствольный, от (0.5) 0.8—1.5 м выс. (очень редко почти до 2.5 м выс. на песках), с ранним цветением (до полного распускания листьев). В то же время он и достаточно холодостойкий вид, успешно выносящий сильные морозы (до –45—50 °C) в условиях малоснежных зим и глубокого промерзания почвы. Следовательно, большинство однолетних побегов вида хорошо формируется до наступления холодов, рано проходит и листопад. В большинстве популяций плодоношение

Описание №	2	3	4	5	6	9	10	11	12	13
Местонахождение	Сел	Но	Дул	Еро	У-Ц	Ю. Хэнтей-Хэрлэн-				
Высота над ур. м.	830	850	850	730	1160	1430	1300	1360	1360	1700
Экспозиция	Ю	Ю	Ю	Ю	ЮЗ	В	В	СВ	С	СЗ
Крутизна склона (°)	10	20	30	30	15	40	10	25	40	5—10
Общее покрытие	07	07	08	07	07	08	07	07	09	09
Полнота древесно-кустарникового яруса	05	04	06	04	03	07	05	055	07	03
Площадь пробной площадки, м²	300	200	100	200	100	150	300	250	100	300
Prunus pedunculata	sp_2	sp_2	sp_2	sp_{2-3}	sp_2	sp_2	sp_3	sp_3	sp_1	sp_2
Spiraea aquilegifolia	—	—	sp_1	—	sp_1	sp_2	sp_1	sp_1	sp_2	
Caragana stenophylla	sol		sol	sol	sp_2	sp_1	sol		sp_1	
C. microphylla	—	—	—	—	—	sol		sp_1	sp_2	sp_1
Ribes pulchellum	—	—	sol	—	—	sol	sol	sp_1	sol	
Ulmus pumila		sp_1	sp_1					sol	un	
Caryopteris mongolica	—	—	—	sp_1	sp_1		sp_1	sol		sol
Rhamnus erythroxylon	sol	sol	sp_1	sol						
Cotoneaster mongolica						sol		sol	sp_2	
Spiraea flexuosa						sol		sol		sp_2
Armeniaca sibirica										
Potentilla parvifolia										
Caragana cinerea										
Stipa sibirica	sp_1	sp_1	sp_2	sp_1	sp_2	sp_1	sp_1	sol		sol
Agropyron cristatum	sp_2	sp	sol	sp	sp_2	sp_2	sp_3	sp_2	sp_2	sp_2
Artemisia frigida	sp_2	sp_1	sp_1	sp_1	sp_3	sp_1	sol	sol		
Chamaerhodos erecta	sp_1	sol	sol	sp_1	sp_1		sp_2	sol	sp_1	sp_1
Stellaria dichotoma	sol	sol	sol		sol	sp_1		sp_1	sol	sol
Potentilla tanacetifolia	sp_1	sol	sp_1	sol	un			sp_1		sol
Artemisia gmelinii	sol	sp_3	sp_2	sp_3	sol	sp_3		sp_3	sol	
Saussurea salicifolia		sol				sol	sol	sol-s	sp_2	sp_1
Cleistogenes squarrosa	sp_2	sp_2	sol		sp_1		sp_3	sol		sol
Rhaponticum uniflorum	sol		sol			sol		sol		sol
Potentilla acaulis	sp_2	sol				sp_2	sp_3	sp_2gr	sol	
Lespedeza davurica	sp_2	sp_1	sp_1	sp_1gr	sp_2		sp_3			
Cymbaria daurica	sol	sol	sol	sp_1	sp_2		sp_1			sp_2
Poa botryoides	sol	sol			sol	sp_2	sp_1	sp_2	sp_2	sol
Goniolimon speciosum		sol		sol		un	sol	sol	sol	
Sedum aizoon			sol	sol	sol	sol	sp_1	sol		
Galium verum	—	—	—	sol		sp_2			sp_1	sol
Pulsatilla bungeana	—	—	—	—	sol	sp_1	sp_3	sp_1	sp_1	sol
Koeleria cristata s. l.	—	—	—	sol	sp_1		sp_2	sp_3	cop_1	sol
Rheum undulatum	—	—	—	—	sol	sp_1	sol	sol	sp_1	sol
Carex pediformis		sp_3		sp_1		sp_2			sp_3	
Adenophora stenanthina	—	—	—	—	—	sol	sol	sol	sol	sol
Youngia tenuifolia	sol	sol	sol		sol	—	—	—	—	—
Pulsatilla turczaninovii	sol	sp_1	sol	sp_1	—	—	—	—	—	—
Silene repens	sol		sol	sol		sp_1	sp_1	sp_1	sp_1	
Melandrium apricum		sol			sol	sol	sol	sol		
Amethystea coerulea	sol	sol		sol	sp_1	sol		sol		
Asparagus davuricus	sol		sol			sol		sol	sol	

в Монголии

14	8	15	16	7	17	18	19	20		
Тоно			Зан	Б-Об	Т-ц			Мол.-э	Встречаемость видов в ценозах	
1570	1370	1500	1160	1130	1270	1270	1210	1130		
Ю	Ю	Ю	Ю	Ю	ЮЗ	Ю	Ю	С		
50	35	15	5—10	10—30	15	25	35	25		
07	06	07	065	065	06	08	07	07		
05	03	055	04	06	04	05	03	06		
100	500	100	200	200	150	300	100	250		
sp_2	sp_3	sp_2	sp_2	sp_3	sp_2	sp_2	sp_1	sp_3	19	23
sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol		14	18
sp_1	sol			sp_1	—	—	—		10	12
	sol	sol	sp_1	sol	un	sol			10	
		sol		un	—	—	—	un	8	9
					—	—	—	sol	5	
sp_2	cop_1	sol		sol	—	—	—		9	10
									4	
									3	
									3	
				sp_1	sp_1	sp_2	sp_1		4	
					sol	sol	sol		3	4
								sp_1		
sp_2	sp_2	sp_2		sol	sol	sol	sol		16	20
sp_1	sp_1		sp_1	sol	sp_1				16	20
sol		sp_2	sol	sp_2	sol	sp_1	sp_1	un	16	20
sp_1	sp_2	sp_1		sp_1		sol	sp_2	sol	16	19
sol			sol	sol	sol	sol			13	
		sol	sol	sol	sol	sol			12	16
sp_2				sp_3	sp_2	sp_2			12	16
sol			sol	sol	sol	sol	sol		12	15
	sp_3	sp_1		sp_1	sol				11	
	sol		sol	sol	sol	sol	sol		11	15
			sp_3	sp_2	sp_1	sp_1	sp_2		11	13
sp_2	sp_3		sp_1	sol	—	—	—		10	11
sp_1			sp_1	sol	—	—	—		10	12
			sp_1		sol				10	13
			sol	sol		sol	sol		10	13
sol				sol	sol	sol			10	11
			sol	sol	sol	sp_2gr	sol	sp_1	10	13
		sol	sol		sol	sol			10	
sp_1			sp_1			sol			9	12
sol		sol	sol	—	—	—	—		9	
			sp_2	sp_1	sp_2	sp_2			8	10
					sol	sol	sol		8	9
—				sol	sol	sol	sol		8	11
sol			sp_1		sol				7	11
					sol			sp_1	9	
sol				sol	sol			sol	9	
	sp_1			sol	—	—	—		8	
	sol		sol	sol	—	—	—	sol	9	

Описание №	2	3	4	5	6	9	10	11	12	13
Местонахождение	Сел	Но	Дул	Еро	У-Ц	Ю. Хэнтей-Хэрлэн-				
Высота над ур. м.	830	850	850	730	1160	1430	1300	1360	1360	1700
Экспозиция	Ю	Ю	Ю	Ю	ЮЗ	В	В	СВ	С	СЗ
Крутизна склона (°)	10	20	30	30	15	40	10	25	40	5—10
Общее покрытие	07	07	08	07	07	08	07	07	09	09
Полнота древесно-кустарникового яруса	05	04	06	04	03	07	05	055	07	03
Площадь пробной площадки, м^2	300	200	100	200	100	150	300	250	100	300
Linaria acutiloba	sol	sol	sol	sol				sol	sp_1	
Thalictrum foetidum			sol			sp_2	sol	sp_2	sp_1	
Lilium pumilum			sol	sol	sol		sol	sol	sol	
Erysimum flavum	—	—	—	—	sol	sol	sp_2	sol	sol	sp_1
Heteropappus altaicus		sol		sol	sol	sol				sol
Saposhnikovia divaricata	—	—	—	—	un		sol			sol
Rubia cordifolia	sp_1		sp_1	sol		sol		sp_1		
Serratula komarovii			sol			sol				
Schizonepeta multifida	—	—	—	sol	sol	sol				
Polygonum angustifolium	—	—	—	—	—			sp_2gr	sol	sol
Potentilla acervata	—	—	—	—	—	sp_1	sol	sol	sp_1	
Allium anisopodium	—	—	—	—	—	sol	sol	sp_1		sol
Stipa baicalensis		sol		sp_1				sol		sp_3
Leymus chinensis					sol			sol		sp_3
Polygonatum sibiricum			sol			sol		sp_1	sol	
Ptilotrichum dahuricum				sol						sp_1
Patrinia rupestris	—	—	—	sol		—	—	—	—	—
Artemisia scoparia	sp_1	sol		sol	sol	—	—	—	—	—
Donthostemon integrifolius	sp_1	sp_1		sp_1	sp_2					
Artemisia palustris	cop_1	sol	sp_2	sp_1						
Cynanchum thesioides	sol	sol	sol	sol	sol					
Allium tenuissimum	sol	sol	sol		sol					
A. leucocephalum	sol									
Thalictrum squarrosum			sol							
Dracocephalum foetidum	sol	sol								sol
Erodium stephanianum	sol	sol					sol	sol		
Leucopoa sibirica						sp_2	sp_1	sol	sp_2	
Carex korshinskyi						sp_2	sp_3	sp_2	cop_1	
Stellera chamaejasme										sp_2
Stereocaulon sp.										cop_1g
Echinops latifolius						sol		sol		
Scutellaria ikonnikovii						sp_1			sol	
Carex enervis							sp_3			
Stipa grandis										
S. klementzii					un					
S. krylovii					sp_1					
Filifolium sibiricum										
Lespedeza hedysaroides										
Dendranthema zawadskii										
Polygonum valerii										
Iris dichotoma										

14	8	15	16	7	17	18	19	20	Встречаемость видов в ценозах	
Тоно			Зан	Б-Об	Т-ц			Мол.-э		
1570	1370	1500	1160	1130	1270	1270	1210	1130		
Ю	Ю	Ю	Ю	Ю	ЮЗ	Ю	Ю	С		
50	35	15	5—10	10—30	15	25	35	25		
07	06	07	065	065	06	08	07	07		
05	03	055	04	06	04	05	03	06		
100	500	100	200	200	150	300	100	250		
			sol		sol	sol			9	10
sol				sol	sol	sol			9	11
				sol		sol	sol		9	13
sol			sol						8	
					sol	sol	sol		8	12
sol				sol	sol	sol	sol		8	11
		sol		sol					7	8
				sol	sol	sol	sol	sp$_2$	7	
sol		sol		sol	sol				7	10
			sol	sol		sol	sol		7	9
sol		sol					sol		7	
sp$_1$		sol						sol	7	8
				sol					5	8
		sp$_2$	sp$_2$					sp$_2$	6	
sol									5	7
				sol		sol	sol		5	6
sol	—	—	—	—	sol	sp$_2$	sp$_1$		5	7
—	sp$_1$			sol	—	—	—		6	7
	sol							sp$_1$	6	8
				sol				sp$_3$	6	
									5	
									4	
								sp$_1$	2	6
				sol				sp$_2$	3	
	sp$_1$	sol							5	
	sol								5	
									4	7
					sp$_1$gr		sp$_2$		6	8
					sp$_1$		sol		3	
									1	
sol									3	
	sp$_1$									
	sol									
sol		sol	sp$_3$						4	
sp$_1$					sol	sol	sp$_1$		4	6
		sp$_2$		sp$_1$		sol			3	7
				sol	sol	sol			4	
					sp$_2$	sp$_1$	sol		3	
					sol	sol	sol		3	

Описание №	2	3	4	5	6	9	10	11	12	13
Местонахождение	Сел	Но	Дул	Еро	У-Ц	Ю. Хэнтей-Хэрлэн-				
Высота над ур. м.	830	850	850	730	1160	1430	1300	1360	1360	1700
Экспозиция	Ю	Ю	Ю	Ю	ЮЗ	В	В	СВ	С	СЗ
Крутизна склона (°)	10	20	30	30	15	40	10	25	40	5—10
Общее покрытие	07	07	08	07	07	08	07	07	09	09
Полнота древесно-кустарникового яруса	05	04	06	04	03	07	05	055	07	03
Площадь пробной площадки, м²	300	200	100	200	100	150	300	250	100	300
Clematis hexapetala										
Helictotrichon dahuricum										
Sanguisorba officinalis										
Trifolium lupinaster s. l.										
Artemisia intramongolica										
Agropyron michnoi										
Zerna korotkyi										
Psammochloa villosa										
Olgaea leucophylla										
Scutellaria scordiifolia										
Androsace incana					un					
Festuca lenensis s. l.										
Potentilla leucophylla										sol
P. verticillaris										sol
Всего видов в ценозах — 176	38	35	38	39	58	48	46	55	45	40
Всего видов, вошедших в таблицу — 96	31	32	32	32	35	41	34	45	32	30

Примечание. Сел — Селенга, Но — Ноин-ула, Дул — Дулат-хан, Еро — устье Еро-гола, У-Ц — Угтал-

обильное, но семенное возобновление наблюдается редко. Это связано с целым комплексом факторов. Во-первых, ритмика созревания плодов не совпадает с ритмикой основных факторов природной среды, обеспечивающих стратификацию и прорастание семян. Семена, посеянные после сбора, через месяц дают всходы (Лузгина, 1966). В природе они попадают в разные условия. В Прихэнтейских и восточномонгольских районах — это время позднелетне-осенних дождей и проростки не всегда, видимо, успевают сформировать многослойную перидерму. В условиях Южной Монголии обычно с недостаточным увлажнением условия для формирования коры у сеянцев более благоприятны из-за продолжительной теплой осени. Особенно губительна для сеянцев вида длительная сухая весна, и с этим связано, видимо, то, что возобновление чаще наблюдается на крупнокаменистых склонах и в песчаных массивах. Во-вторых, плоды миндалесливы в массе уничтожаются мелкими грызунами и, возможно, пищухами. Есть и еще одно обстоятельство: молодые сеянцы поедаются и сбиваются во время тебеневки зимой и ранней весной, да и взрослые особи черешчатой сливы постоянно объедаются овцами, козами и крупным рогатым скотом (даже при довольно умеренном выпасе). В то же время при быстрой смене скелетных осей в кустах сливы абсолютный возраст особей вида может быть очень значительным. Возобновление семенами нередко идет в непосред-

Продолжение таблицы

	14	8	15	16	7	17	18	19	20		
	Тоно			Зан	Б-Об	Т-ц			Мол.-э	Встречаемость видов в ценозах	
	1570	1370	1500	1160	1130	1270	1270	1210	1130		
	Ю	Ю	Ю	Ю	Ю	ЮЗ	Ю	Ю	С		
	50	35	15	5—10	10—30	15	25	35	25		
	07	06	07	065	065	06	08	07	07		
	05	03	055	04	06	04	05	03	06		
	100	500	100	200	200	150	300	100	250		
						sol	sol				
						sol	sol				
						sol	sol				
						sol					
									cop$_1$		
									sp$_2$		
									sol		
									sol		
									sol		
									sp$_1$		
	sol									2	4
				sol			sol	sp$_2$		3	
	39	26	26	33	48	57	51	34	31		
	32	19	20	27	42	42	39	28	23		

Цайдам, Зан — Заан-шире, Б-Об — Баян-Обо, Т-ц — Тумэн-цогт, Мол.-э — Молцог-элс.

ственной близости от родительского куста или прямо в нем, что связано главным образом с прорастанием семян в запасах в норках грызунов.

Основные типы местообитаний вида — это каменисто-щебнистые склоны, иногда с осыпями и скальными выходами, но на скалах вид не растет. Хорошо он растет и на песках, в том числе и слабозакрепленных, но обязательно в сочетании с другими деревцами и кустарниками. В ряде районов вид растет и на слабовсхолмленных равнинах с развитыми каштановыми или светлокаштановыми почвами. В отличие от абрикоса он явно менее связан с карбонатными почвами и субстратами, в частности, он попадается и в гранитоидных массивах мелкосопочников и среднегорий.

Среди описаний кустарниковых сообществ Монголии, сделанных мною, нашлось всего лишь 20 с явным доминированием *P. pedunculata*. Это сообщества из разных регионов Монголии, весьма различные по составу, сомкнутости древесно-кустарникового яруса и даже по роли в них собственно *P. pedunculata*. Описания легко группируются по принадлежности к тому или иному региону Монголии (Селенгинско-Прихэнтейскому, Средней Халхе, среднему течению Керулена, Дариганским пескам), но и в одном регионе даже близко расположенные сообщества всегда весьма различны. Связано это с тем, что в одном и том же регионе сообщества описывались в том или ином тополого-сукцессионном ряду (повысотном, экспозиционном) и обычно в связи с другими древесно-кустарниковыми сообществами, а повторность была мала. Число описаний пока недостаточно для того, чтобы дать детальную их классификацию.

Важнейшие данные, характеризующие сообщества черешчатой сливы по 19 описаниям в лесостепных и степных районах Монголии, приведены в таблице. В то же время в графе с характеристикой встречаемости верных видов сообществ приведена и вторая цифра, характеризующая встречаемость по массиву 23 описаний, дополненному еще 4 описаниями, где *P. pedunculata* выступает лишь кодоминантом, вместе со *Spiraea aquilegifolia*, видами *Caragana*, а также в 2 описаниях с *Ulmus pumila* и в 2 — с *Pinus sylvestris*. Все эти сообщества принадлежат к району Селенгинско-Прихэнтейского выступа на севере ареала.

Обработка описаний велась тем же способом, каким анализировались сообщества сибирского абрикоса (Камелин, 1994), но в связи с небольшим числом описаний в данном сообщении приводятся не обобщенные, а конкретные данные по обилию видов (использовалась 9-балльная шкала Друде, хотя обилие ни одного из видов не превышало cop$_1$ этой шкалы), в некоторых случаях даны и оценки (в процентах и долях процента) участия травянистых и полукустарничковых видов в покрытии, в одном случае и оценка доли в покрытии — вида лишайника. Для кустарников обилие характеризовалось суммарным числом скелетных осей во всех кустах, для дерновинных злаков и осок — числом генеративных побегов в дернинах, для остальных видов — общим числом генеративных и вегетативных особей. Численное значение градации шкалы обилия таково: un — 1, sol —2—5, sp$_1$ — 6—25, sp$_2$ — 26—75, sp$_3$ — 76—150, cop$_1$ — 151—200 особей (или побегов) на 100 м^2. Естественно, что в сообществах ксерофильных и ксеромезофильных кустарников, подобных *P. pedunculata*, распределение числа особей любого вида в сообществе неравномерно даже на небольших по площади участках, поэтому групповое распределение их специально не обозначалось. Отмечу, что в 9-балльной шкале Друде, применяемой нами, высший балл soc означает обилие в 500 и более побегов (или особей) на 100 м^2, что достигается, например, в степных и азиатско-прерийных сообществах *Stipa grandis* или *Leymus chinensis*, а в любых настоящих степных сообществах есть эдификаторы с обилием cop$_2$ (201—300 особей на 100 м^2) и выше.

Формация (Pedunculata) Pruneta — ложноминдальники

Несмотря на важную роль в описываемых сообществах именно *Prunus pedunculata*, все ценозы, которые мы описали, — полидоминантные сообщества. Общее число встреченных в них видов — 176, среди них одноствольное обычно деревце *Ulmus pumila*, 12 видов высоких и низких кустарников, 8 видов полукустарников и полукустарничков, 16 видов дерновинных злаков и осок, а также 1 вид дерновинного лука, 4 длиннокорневищных вида злаков и 2 вида корневищных осок, а также множество видов травянистых поликарпиков, в том числе 10 каудексовых трав. Собственно однолетников — 12 видов (не считая сорных), 2 вида олиголетних монокарпиков. Однако собственно в аналитическую таблицу вошло лишь 96 видов. Это все виды деревьев и кустарников, все верные виды, встречающиеся более чем в половине описаний, и различные дифференциальные виды — показатели тех или иных условий среды ценозов, связующие виды разных ценозов и, наконец, большая часть видов, встречающихся только в одном описании (абсолютно верных для данной выборки).

Общее покрытие в ценозах *P. pedunculata* чаще всего составляет 06—07 (очень редко оно приближается к почти полному — 09), а полнота кустарникового яруса варьирует еще больше — от 03 до 06 (в одном случае до 07). Совершенно ясно, что во всех ценозах *P. pedunculata* эдификаторами сообществ выступают и кустарниковые виды, и виды полукустарников и трав, а в одном случае и вид лишайника. Обычно сообщества *P. pedunculata* — 2-ярусные, причем в верхнем ярусе главную роль играют *P. pedunculata* и другие виды кустарников (чаще всего *Spiraea aquilegifolia*), в 5 описаниях в верхнем ярусе участвуют и деревца *Ulmus pumila*. Высота *P. pedunculata* в сообществах сильно варьирует (от 0.8—1 до 2 м, очень редко чуть более 2 м высоты), при этом и высота *Ulmus pumila* в ценозах вполне сравнима с кустарниками (2—2.5, реже до 3 м высотой). Лишь в одном случае, когда дерево *Ulmus pumila* было единственным, высота его превышала 4.5 м (и именно в этом случае древесно-кустарниковый ярус был наиболее сомкнутым и в нем участвовали еще и особи 6 видов кустарников). В другом случае наибольшая величина общего покрытия достигалась за счет видов трав и приземного яруса лишайника *Stereocaulon* sp., в результате чего ценоз был отчетливо 3-ярусным, хотя и едва ли не наиболее мозаичным. Во втором ярусе, который можно определять как ярус трав и полукустарников (реже полукустарничков), в разных ценозах состав эдификаторов сильно варьирует, доминируют то полукустарники, то дерновинные травы, то дерновинные травы в сочетании с полукустарниками и полукустарничками. Как по составу видов кустарникового яруса, так и по составу видов травяно-полукустарникового яруса (или, преимущественно, яруса дерновинных трав) можно легко определить, что обычно в ценозах *P. pedunculata* сочетаются как виды степные (по зоне), реже лугостепные, так и виды собственно кустарниковых сообществ и ксерофильных редколесий, редкокустий и аналогов шибляков. В этом мы убедимся ниже при описании отдельных синтаксисов.

В сообществах *P. pedunculata* имеется весьма значительный набор верных видов (I—II класса верности, т. е. встречающихся более чем в половине описанных ценозов). Кроме *P. pedunculata* это еще 3 вида кустарников — *Spiraea aquilegifolia*, *Caragana stenophylla*, *C. microphylla* и от 11 до 17—20 видов трав. Среди последних особо верными являются *Stipa sibirica* s. l. — вид именно ксерофилизованных кустарниковых сообществ и отчасти южных боров, эдификаторные виды сухих степей *Agropyron cristatum* s. l. и *Artemisia frigida*, а также однолетник *Chamaerhodos erecta*, тоже коренной вид ксерофилизованных кустарниковых сообществ. Верные виды *Stipa sibirica* s. l. (incl. *S. confusa* Litw.) и *Chamaerhodos erecta* обладают обширными южносибирско-джунгарско-монголо-маньчжурскими участками ареала и дизъюнкциями в западной части. Разрывы ареала у *S. sibirica* — от Дагестана до восточной части Казахского мелкосопочника, у *C. erecta* — от Урала примерно так же.

Даже по составу кустарников, представленных в аналитической таблице, легко выделяется группа из 4 описаний (с Селенги, Прихэнтейских низкогорий: Дулат-хан, низовья Еро-гола, Ноин-ула, описания 2—5). Группа верных видов — кустарник *Rhamnus erythroxylon*, травы *Artemisia palustris*, *Cynanchum thesioides* = *Vincetoxicum sibiricum*, а также менее строго *Pulsatilla turczaninovii*, *Artemisia scoparia*, *Allium tenuissimum* — свойственны лишь этим ценозам. В них нет *Caragana microphylla* (*C. buriatica*) и ряда дифференциальных видов ценозов из других районов Монголии — *Pulsatilla bungeana*, *Adenophora stenanthina*, *Saposhnikovia divaricata*, *Polygonum angustifolium* и др. Очень важно, что присутствие или отсутствие в ценозах низких деревец *Ulmus pumila* мало влияет на состав ценозов. Значительно более важно перераспределение роли доминантных видов в травяно-полукустарниковом ярусе, и это хорошо видно по сообществам, где есть *U. pumila*. В 3-м сообществе ярко выраженные доминанты нижнего яруса — высокий полукустарник *Artemisia gmelinii* и латочно-дерновинная осока *Carex pediformis*; в 4-м сообществе ярко выраженных доминантов нет, довольно обильны *Artemisia gmelinii* и *A. palustris*, осоки же здесь нет. С этим согласуется и то, что в 3-м сообществе при более высоком общем покрытии полнота древесно-кустарникового яруса существенно ниже.

Пока за недостатком материала все эти ценозы я отношу к одной ассоциации, но возможно, что намеченные мною субассоциации получат в дальнейшем более высокий ранг.

1. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum cum Rhamnus erythroxylon steppo-herboso-artemisiosum — Ложноминдальник остепненно-разнотравно-полынный

Описания 2, 3, 4, 5 на высотах 730—850 м над ур. м. на склонах южных экспозиций разной крутизны (10—30°). Общее количество видов в 4 описаниях — 73, в одном сообществе — от 35 до 39. Двуярусные фитоценозы с общим покрытием 07—08 и полнотой древесно-кустарникового яруса 04—06. В составе сообществ 7 видов кустарников (в одном сообществе от 2 до 5 видов) и древесный вид *Ulmus pumila* (в двух сообществах). В одном случае есть и низкий кустарник *Caryopteris mongolica* (*Verbenaceae*). Высота древесно-кустарникового яруса от (1.3) 1.5 до 2 м. Константны *Rhamnus erythroxylon* (верный, дифференциальный), ***Stipa sibirica*, *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*,** *Chamaerhodos erecta*, *Potentilla tanacetifolia*, ***Artemisia gmelinii*, *Lespedeza davurica*,** *Cymbaria daurica*, *Pulsatilla turczaninovii* (верный), *Linaria acutiloba*, ***Artemisia palustris*** (верный, дифференциальный), *Cynanchum thesioides* (верный, дифференциальный). В числе константных видов — доминантные (выделены). Кроме них в число доминантов входят *Cleistogenes squarrosa* (3 сообщества, в двух — заметная роль), *Carex pediformis* (2 сообщества, в одном — очень велика роль), *Potentilla acaulis* (2 сообщества, в одном — заметная роль).

Верхний ярус во всех сообществах сложен главным образом *Prunus pedunculata*, кусты которого распределены довольно равномерно, в 2 сообществах их дополняет *Ulmus pumila* (низкие деревца); в 3 сообществах присутствует низкий кустарник *Caragana stenophylla*. В 1 из 4 сообществ несколько выше роль *Rhamnus erythroxylon*. Наибольшая полнота в 4-м сообществе связана с наиболее пестрым составом кустарников. Во 2-м ярусе никогда нет полного доминирования какого-либо одного вида. В 2 сообществах наиболее обычен *Artemisia gmelinii*, но в одном из них доля его в покрытии, вдвое превышающая долю другого доминанта *Carex pediformis*, все же составляет лишь 10 % общего покрытия. В одном сообществе явно доминирует *Artemisia palustris* (обилие очень значительное, редкое для ценозов *P. pedunculata*), но доля его в покрытии — около 5 %, а главное, здесь весьма обильны и *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Cleistogenes squarrosa*, *Lespedeza davurica*, и, что также важно, намечается и второй подъярус низких корневищных трав — *Potentilla acaulis* и *Carex duriuscula*, занимающих примерно 2 % площади ценоза. В 5-м сообществе *A. gmelinii* наиболее обильна, но еще 9 видов с примерно равным обилием в целом имеют значительно бóльшую долю в покрытии, кроме того, довольно обилен и *Stipa baicalensis*, есть и значительные латки *Carex pediformis*.

В 3 сообществах (кроме 3-го) в кустах *P. pedunculata* есть лиановидный вид *Rubia cordifolia* (характерный дауро-монголо-маньчжурско-северокитайский вид, встречающийся во всех группировках ксеромезофильных кустарников и деревьев — в абрикосниках, в ценозах *Ulmus macrocarpa*, в сложных ценозах с *Rhamnus parvifolia*, *R. ussuriensis* и т. д.). В то же время комплекс характерных типов грубых крупных стержнекорневых трав, свойственных этим ценозам, представлен относительно слабо (*Lespedeza davurica*, *Potentilla tanacetifolia*, *Rhaponticum uniflorum* (2 сообщества), *Serratula komarovii* (1 сообщество)) и роль их в ценозах (кроме леспедецы) невелика.

Наконец, во всех сообществах представлено 3 вида полыни — полукустарник *Artemisia gmelinii*, латочный полукустарничек *A. frigida* и однолетник, иногда довольно высокий, *A. palustris*, но доля их в разных сообществах различна.

В целом 4 описания (2, 3, 4, 5) из разных местонахождений тем не менее демонстрируют нам кустарниковые сообщества с высокой ролью сухостепных элементов в сложении травяно-полукустарникового яруса, причем варианты во всех случаях различны. Описание 4, пожалуй, наиболее полно отражает именно кустарниковое сообщество (наибольшее общее покрытие, наибольшая полнота верхнего яруса, в котором участвует самое большое число кустарников и деревьев, наконец, здесь наименьшая доля в покрытии всех сухостепных компонентов — житняка, полыни холодной, змеевки, нет ковыля). И только в этом сообществе есть такие важные виды, как *Serratula komarovii*, *Polygonatum sibiricum*, *Thalictrum squarrosum*, *Astragalus melilotoides*, *Melica virgata*. Оно, конечно, представляет тип особой субассоциации — *собственно разнотравно-полынного лжеминдальника*, связанной с более крутыми склонами. Можно представить далее, что в пределах крутых каменистых склонов развитие этой группировки может идти в сторону обеднения кустарникового яруса за счет внедрения различных лугостепных элементов и при значительном влиянии выпаса. На более пологих склонах в условиях выпаса идет увеличение роли сухостепных видов.

Столь же легко выделяется группа описаний (7, 17, 18, 19) из мелкосопочников по средней части бассейна р. Керулен, на левобережье (Баян-обо) и правобережье Керулена (Тумэн-цогт). В них всегда есть *Armeniaca sibirica* и совершенно нет *Ulmus pumila*. Важными константными видами являются груботравные элементы — *Serratula komarovii*, *Rhaponticum uniflorum*, *Saposhnikovia divaricata*, а также в части сообществ *Filifolium sibiricum*, *Lespedeza hedysaroides*, *Saussurea salicifolia*. В то же время роль сухостепных видов незначительна. Доминантами травяно-полукустарникового яруса здесь обычно являются *Artemisia gmelinii*, *Carex pediformis* и (или) *Carex korshinskyi*, а зачастую и *Potentilla acaulis* (константный вид).

Но в этом отношении сразу выделяется описание 19. В нем нет *Artemisia gmelinii* и *Carex pediformis*, а в составе доминантов (с относительно небольшим обилием) — *Carex korshinskyi*, *Potentilla acaulis*, *Festuca lenensis* s. l., *Filifolium sibiricum*, а также дифференциальный для этого сообщества вид *Orostachys thyrsiflora*. Кроме того, в отличие от других сообществ с участием абрикоса, 19-е сообщество сильно обеднено по составу видов вообще.

Из 3 сообществ с явным доминированием *Artemisia gmelinii*, *Carex pediformis* и *Potentilla acaulis* выделяется также сообщество 7, где присутствует 2 вида *Lespedeza* и заметна роль низкой осоки *Carex duriuscula*. Совершенно ясно, что в этом случае мы имеем дело с 3 разными ассоциациями.

2. Ассоциация Armeniaco-(Pedunculata) Prunetum caricoso-(gmelinii) artemisiorum — абрикосово-ложноминдальник осоково-(гмелино) полынный

Описания 17, 18 — на высоте 1210—1270 м над ур. м. на склонах южных экспозиций небольшой крутизны (15—25°). Общее число видов — 70, в сообществах соответственно 57 и 51 вид. Двуярусные ценозы с общим покрытием 06—08 и полнотой древесно-кустарникового яруса 04—05. В верхнем ярусе представлены 4 вида кустарников и низкие деревца *Armeniaca sibirica*. Доминируют широкие и высокие (до 2 м выс.) кусты *Prunus pedunculata*, доля которых в древесно-кустарниковом ярусе в 1.5—2 раза больше, чем деревец *Armeniaca sibirica* (обычно и более низких). Доля остальных кустарников еще меньше, но важно, что латки *Caragana microphylla* представлены в обоих сообществах (хотя и с очень малым обилием). В составе доминантов травяно-полукустарникового яруса — *Artemisia gmelinii* и *Carex pediformis* (обилие их не столь велико, но доля покрытия между кустами достаточно высока, примерно по 8—10 % ценоза). Очень характерно присутствие дифференциального вида — крупной (до 1.5 м) травы *Polygonum valerii*, обычно растущей в куртинках абрикоса или спиреи. Здесь и наиболее полный набор грубобтравных элементов: к *Potentilla tanacetifolia*, *Serratula centauroides*, *Rhaponticum uniflorum*, *Filifolium sibiricum*, *Saposhnikovia divaricata*, *Saussurea salicifolia* прибавляются еще *Clematis hexapetala*, *Iris dichotoma*, *Phlomoides tuberosa*, *Artemisia macilenta*. Заметны в этих сообществах и некоторые важные исходно боровые и лугостепные виды — *Dendranthema zawadskii*, *Helictotrichon dahuricum*, *Polygonatum humile*, *Sanguisorba officinalis*, а также *Hieracium umbellatum*, *Vicia amoena*, *Trifolium lupinaster* s. l., *Potentilla acervata* и др. Есть здесь и *Adenophora stenanthina*, *Stellera chamaejasme* (в одном ценозе). Склоновый характер сообществ подчеркивают такие виды, как *Patrinia rupestris*, *Pulsatilla bungeana*, *Agropyron aegilopoides*. Очень важной особенностью сообществ является, с одной стороны, отсутствие видов *Lespedeza*, а с другой — *Rubia cordifolia* (последнее, несомненно, является следствием низкой сомкнутости верхнего яруса).

3. Ассоциация Armeniaco-(Pedunculata) Prunetum festuceto-(korshinskyi) cariceto-potentillosum — абрикосово-ложноминдальник типчаково-коржинско-осоково-лапчатковый

Описание 19 — на высоте 1210 м над ур. м. склона южной экспозиции значительной крутизны (35°) и со значительным количеством камней (пока известно лишь из мелкосопочника Тумэн-цогт). Очень бедное по составу (34 вида) сообщество. Двуярусный фитоценоз с общим покрытием 07 и чрезвычайно разреженным верхним ярусом полнотой 03. Кусты *Prunus pedunculata* лишь немного более значимы в покрытии по сравнению с *Armeniaca sibirica*, хотя обилие их сравнимо. Кроме них в ценозе всего 2 вида кустарников — *Spiraea aquilegifolia* и *Potentilla parvifolia*, их участие в ценозе очень мало. Довольно значительное общее покрытие в ценозе обеспечивается низкими травами — латочной осокой *Carex korshinskyi*, мелкодерновинным злаком *Festuca lenensis* s. l. и латочным видом *Potentilla acaulis*. Обилие их примерно равно, но доля в покрытии *Carex korshinskyi* и особенно *Potentilla acaulis* значительно выше. Исключительно своеобразная черта сообщества — высокое обилие особей *Orostachys thyrsiflora*. Другие важные виды в сообществе — *Artemisia frigida*, *Filifolium sibiricum*, *Patrinia rupestris*. Основная масса в травяно-полукустарниковом ярусе сосредоточена на высоте 5—8 см над поверхностью почвы. В сообществе кроме *Orostachys thyrsiflora* есть еще 2 важных дифференциальных вида — *Haplophyllum davuricum* и *Potentilla sericea* s. l.

4. Ассоциация Armeniaco-(Pedunculata) Prunetum varioherboso-(gmelini)-artemisiosum — абрикосово-ложноминдальник разнотравно-гмелино-полынный

Описание 7 — на высоте 1130 м над ур. м. склона южной экспозиции (и с резким перегибом склона, крутизной от 10 до 30°), фактически представляющем борт коренного склона (мелкосопочник Баян-Обо) на левобережье Керулена. Общее число видов в сообществе — 48. Двуярусный фитоценоз с общим покрытием 065 и полнотой древесно-кустарникового яруса 06. Верхний ярус образован широкими кустами *Prunus pedunculata* до 1.5 м выс. и значительно менее обильными деревцами *Armeniaca sibirica* 1—1.5 м выс. Кроме того, в сообществе участвуют еще 4 вида кустарников, среди которых более обилен *Caragana stenophylla* (мелкие кусты от 0.5 до 1 м), а также кустарничек *Caryopteris mongolica*. Покрытие во 2-м ярусе сообщества очень невелико, особенно на перегибе склона. В нем наиболее важна роль *Artemisia gmelinii* (чаще вблизи кустарников и деревец) и *Artemisia frigida*, *Carex pediformis*, *Lespedeza hedysaroides*. 2-й ярус местами явно дифференцирован на 2 подъяруса, нижний из которых (5—8 см) составлен *Potentilla acaulis*, вегетативными побегами *Artemisia frigida*, *Carex pachystilis*, а также особями *Carex duriuscula*. В кустах довольно часта *Rubia cordifolia*. На местах со слабым задернением — *Artemisia palustris*, *Allium tenuissimum*, *Amethystea coerulea*, *Melica virgata*, *Thalictrum squarrosum* — все с небольшим обилием. Строго дифференциальных видов в ценозе нет, но ярусное строение его исключительно своеобразно.

Третья группа описаний (9, 10, 11, 12, 14) связана с крайними юго-восточными отрогами Хэнтея на левобережье Керулена и обособленным мелкосопочником Хэрлэн-Тоно в том же районе. Сообщества представляют 2 различных варианта ландшафтного размещения — на пологих склонах (10—15°) в 10-м и 11-м описаниях и на крутых склонах (40—50°) в описаниях 9, 12 и 14. За исключением описания 14, представляющего крутой склон южной экспозиции, все остальные ценозы имеют восточную, северо-восточную и северную экспозиции. Эти двуярусные ценозы характеризуются довольно значительным общим покрытием (07—09), значительной полнотой древесно-кустарникового яруса на крутых склонах восточной и северной экспозиции и существенно меньшей полнотой этого яруса (05—055) как на пологих склонах тех же экспозиций, так и на крутом склоне южной экспозиции. В 2 ценозах (11, 12) в верхнем ярусе наблюдается как бы 2 подъяруса: основная часть кустарников, в том числе и доминирующий *Prunus pedunculata*, не превышает 1—1.5 м, в то время как в описании 11 на участке (250 м^2) росло еще 3 небольших деревца *Ulmus pumila* (2.5—3 м выс.), а в описании 12 — единственное дерево вяза, но высотой до 4.5 м (проекция кроны чуть более 5 м^2). Обилие *Prunus pedunculata* то очень значительно, то существенно меньше (в 12-м описании), но кусты широкие, многоствольные. Среди кустарников постоянна *Spiraea aquilegifolia*, лишь в одном случае (пологий склон) отсутствовала *Caragana microphylla* и в одном случае не было *Ribes pulchellum* (кусты которой выше, чем у *Prunus pedunculata*), в одном случае отсутствовали и низкие кусты *Caragana stenophylla*. Характерными для части сообществ являются 2 вида кустарников, более нигде не входивших в описания, — *Cotoneaster mongolica* (особенно массово в 12-м описании на крутом склоне) и *Spiraea flexuosa* (значительное обилие тоже в одном, 14-м описании — на крутом южном склоне). Только на пологих склонах в 10-м и 11-м описаниях, но и особенно на крутом склоне в 14-м описании, встречался (в последнем случае в массе!) кустарник *Caryopteris mongolica*. Всего в сообществах представлено 96 видов, обычно в одном ценозе от 45 до 55 (11-е описание), но на крутом южном склоне в 14-м описании — лишь 39 видов. В травяно-полукустарниковом ярусе этих сообществ сочетание сухостепных видов (*Agropyron cristatum*, *Poa botryoides*, *Koeleria cristata*, *Stellaria dichotoma*, *Artemisia frigida* — обычно мало обилен, *Cleistogenes squarrosa*, в одном сообществе — *Stipa krylovii*) с многочисленными лугостепными видами — *Leucopoa sibirica* (абсолютно дифференциальный вид, в четырех из пяти сообществ!), *Potentilla acervata*, *Thalictrum foetidum* (во всех сообществах), *Adenophora stenanthina*, *Melandrium apricum*, а также петрофитными видами *Rheum undulatum* (все сообщества), *Sedum aizoon* (кроме 1 сообщества), *Pulsatilla bungeana* (кроме 1 сообщества), *Polygonatum sibiricum* (кроме 1 сообщества) и др. Очень мала в этих сообществах роль груботравья, лишь на крутых склонах обильна *Artemisia gmelinii*. Но конкретные ценозы обладают весьма существенными отличиями, которые, однако, не связаны с наличием или отсутствием *Ulmus pumila*. Наиболее значительные отличия отчасти можно связать с особо пологим склоном (описание 10) и с наиболее крутым склоном южной экспозиции (описание 14). Несмотря на недостаток описаний, наиболее правильно в этой группе выделить 3 ассоциации.

5. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum pratostepposo-(gmelinii) artemisiosum — ложноминдальник лугостепно-полынный

Описания 9, 11, 12 на высотах 1360—1430 м над ур. м., на склонах восточной и северо-восточной экспозиции крутизной от 15 до 40°. Общее количество видов — 85, в одном ценозе от 45 до 55 видов. Двуярусные ценозы с общим покрытием 07—09 и полнотой древесно-кустарникового яруса 055—07. В первом ярусе 2 подъяруса — собственно кустарниковый и изредка стоящие более крупные деревья *Ulmus pumila* (в одном случае отсутствуют), а основная часть кустарникового подъяруса составлена 6—7 видами, в том числе и дифференциальными *Cotoneaster mongolica*, *Spiraea flexuosa*, а также низкими широкими кустами *Caragana microphylla*. В травяном и полукустарниковом ярусе обильно представлены *Artemisia gmelinii* (обычно очень высокий, почти до 1 м выс., в одном ценозе роль его ниже), виды мелкодерновинных злаков — *Agropyron cristatum* s. l., *Poa botryoides*, *Koeleria cristata* s. l. (в двух ценозах с участием *Ulmus pumila* — особо обилен, в одном ценозе — отсутствует), а также *Carex korshinskyi*, *Leucopoa sibirica* (абсолютно дифференциальный вид для региона), в двух ценозах есть и *Carex pediformis* (в 12-м ценозе оба вида осоки исключительно обильны и именно в нем роль *Artemisia gmelinii* наиболее низкая). Роль таких злаков, как *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa baicalensis*, *Leymus chinensis*, незначительна (они представлены лишь в одном ценозе с низким обилием). Таким образом, именно эта ассоциация наиболее полно отражает своеобразие в данном районе ложноминдальников с участием полыни гмелина, латочных осок и мелкодерновинных злаков, характеризующихся значительной ролью лугостепных видов (*Adenophora stenanthina*, *Thalictrum foetidum*, *Potentilla acervata*, дифференциальных верных *Echinops latifolius*, *Scutellaria ikonnikovii*). Роль *Artemisia frigida* невелика, виды груботравья представлены слабо, причем видов *Lespedeza* вообще нет. Важно присутствие в ценозах *Rubia cordifolia*.

6. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum parvigramineto-caricosum — ложноминдальник мелкозлаково-осоковый

Описание 10 — на высоте 1300 м над ур. м. на очень пологом склоне (10°) восточной экспозиции. Общее количество видов — 46. Двуярусный ценоз с общим покрытием 07 и полнотой кустарникового яруса 05. В верхнем ярусе 4 вида кустарников при полном доминировании *Prunus pedunculata*, распределенного очень равномерно. В травяном (с незначительной ролью полукустарничков) ярусе господствуют мелкие злаки и осоки, вровень с которыми развивается кустарничек *Caryopteris mongolica*. Кроме обильно представленной *Carex korshinskyi* в этом ценозе участвуют еще 2 вида низких длиннокорневищных осочек — *Carex duriuscula* (обилие невелико) и *C. enervis* (с очень значительной долей в покрытии); последний вид строго дифференциален именно для данного сообщества. Из мелкодерновинных злаков особенно велика роль *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, менее обильны *Koeleria cristata*, *Poa botryoides*. Заметно участие в ценозе и крупных дернин *Leucopoa sibirica*. Важную роль в сообществе играет *Lespedeza davurica*, обильно и равномерно распределенный в сообществе, но и здесь почти нет других груботравных (прерийных) видов (единичные экземпляры *Saposhnikovia divaricata*). Наконец, в сообществе наиболее заметна роль *Potentilla acaulis*, развитой очень пышно, с крупными розетками и обильно. *Artemisia gmelinii* полностью отсутствует, *A. frigida* в ценозе есть (в незначительном числе особей), есть хотя и не обильно, *A. macilenta* (вид, вообще, боровой и для данной серии описаний встреченный лишь здесь). Наконец, именно в этом сообществе есть и пара довольно угнетенных дернин *Achnatherum splendens*, что вместе с обилием *Carex enervis* показывает нам присутствие некоторого засоления, вероятно, в связи с сезонным застоем влаги на водоупорных субстратах.

7. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum caryopterido-varioherboso-(gmelinii) artemisiosum — ложноминдальник кариопсисо-разнотравно-(гмелино)полынный

Описание 14 с очень крутого (50°) склона южной экспозиции на высоте 1570 м над ур. м. в Южном Хэнтее. Общее число видов — 39. Двуярусный ценоз с общим покрытием 07 и полнотой кустарникового яруса 05. В верхнем ярусе участвуют 4 вида кустарников, из которых лишь 2 — доминант *Prunus pedunculata* и *Spiraea flexuosa* — обильны и довольно равномерно распределены, ими же в основном и создан ярус. Вровень с полукустарниками и травами (и даже уступая в высоте) обильно представлен кустарничек *Caryopteris mongolica* (высотой до 35—40 см). Господствует во 2-м ярусе очень пышно представленный *Artemisia gmelinii*, несмотря на относительно невысокое обилие, составляющий не менее 15 % общего покрытия в ценозе. Кусты полыни гмелина здесь высоко одревесневают, имеют высоту до 0.8—1 м и площадь куста до 1 м^2 (!). К кустам *P. pedunculata* и полыни гмелина тяготеют и высокие (до 1.5 м выс.) особи *Stipa sibirica*, обилие которых в данном ценозе также необычно велико. Заметную роль в ценозе играют также *Lespedeza davurica* и не очень обильный, но хорошо развитый *Filifolium sibiricum* (строго дифференциальный вид данной серии описаний). Осоки в сообществе полностью отсутствуют, мелкодерновинные злаки представлены не обильно — *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata* s. l. (змеевка и мятлики отсутствуют), но есть в небольшом числе особей *Stipa krylovii* (также строго дифференцированный вид в данной серии). Заметна роль в ценозе и *Cymbaria daurica*, есть здесь также и *Haplophyllum davuricum*, *Saposhnikovia divaricata*, но других видов прерийного грубоТравья нет. Значительно разнообразие петрофитных видов — *Sedum aizoon*, *Orostachys thyrsiflora*, *Patrinia rupestris*, *Polygonatum sibiricum*, *Thymus gobicus* и (особенно интересно!) *Androsace incana* (дифференциальные виды для данного сообщества). Очень своеобразной чертой ценоза является и хорошее развитие *Artemisia dracunculus*, *Echinops latifolius*, *Allium anisopodium* и присутствие *Allium ramosum* (т. е. некоторого специфического набора лугостепных видов) и *Polygala tenuifolia* (вида, преимущественно борового).

В Южном Хэнтее было описано еще 1 резко отличающееся от всех других сообщество (описание 13), важнейшим отличием которого является важная роль в сообществе одного вида лишайника (*Stereocaulon* sp.).

8. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum lichenoso-(baicalensis)stiposo-(chinensis) leymosum — ложноминдальник лишайниково-(байкальско)-ковыльно-китайско-леймусовый (или — «ложно-пырейный»)

Описание 13 — с высоты 1700 м над ур. м., из пологой части широкой ложбины с уклоном 5—10° при общей северо-западной экспозиции. Общее число видов в ценозе — 40. Двуярусный ценоз с общим покрытием 09 и полнотой кустарникового яруса 03. Очень просто составленный кустарниковый ярус с доминированием *Prunus pedunculata* (10—12 кустов на 100 м^2, при общей пробной площади 300 м^2) и почти латочными куртинами *Caragana microphylla* (диаметром по 1.5—2 м) — сильно разрежен. Высота *P. pedunculata* обычно 1—1.2 м (редко до почти 1.5 м), высота *C. microphylla* не более 40—45 см, обычно и ниже. Вровень с травами в небольшом количестве кустарничек *Caryopteris mongolica*. Полыни и осоки полностью отсутствуют. В травяном ярусе важнейшую роль играют 2 вида злаков — *Leymus chinensis* (доля в общем покрытии 03, т. е. почти равная доле кустарников) и *Stipa baicalensis* (доля в общем покрытии примерно 10 % площади). Из мелкодерновинных злаков более обилен лишь *Agropyron cristatum* s. l. (но доля его в покрытии не превышает 1 %), в небольшом количестве есть *Cleistogenes squarrosa*, *Poa botryoides*, *Koeleria cristata* s. l., заметную роль играет низкий корневищный поликарпик *Cymbaria daurica* (около 1 % покрытия). Из грубоТравных прерийных типов встречаются только *Saposhnikovia divaricata* и *Rhaponticum uniflorum*, довольно часто *Saussurea salicifolia*. Очень важную роль в сообществе играет и стержнекорневой (каудексовый) поликарпик *Stellera chamaejasme*, распределенный довольно равномерно (более 1.5 % покрытия), наконец, преимущественно вблизи кустов довольно часто растет небольшой полукустарничек *Ptilotrichum dahuricum* (дифференциальный вид сообщества, впрочем, как и *Stellera*). Распределение основных злаков-доминантов скорее крупнопятнистое (с преобладанием того или другого). Обычно в связи с пятнами *Stipa baicalensis*, а также мелкодерновинных злаков на почве развивается плотный покров лишайника *Stereocaulon* sp. высотой около 3—5 см. С подобными пятнами связаны еще некоторые интересные виды (в основном петрофильно-степные и боровые — *Potentilla leucophylla*, *P. verticillaris*, *Arenaria capillipes*, *Dontostemon senilis* (многолетник!), *Polygonum angustifolium*, *Polygala tenuifolia*, *Thymus gobicus*). В пятнах *Leymus* попадается *Kochia prostrata*, *Limonium bicolor*, в пятнах *Stipa baicalensis* есть некоторые лугостепные виды (*Adenophora stenanthina*, *Erysimum flavum*, *Allium anisopodium*, а также *Linum sibiricum*, *Haplophyllum davuricum*). Заметная пятнистость ценоза связана, видимо, как с почвенной мозаикой (различная мощность и, возможно, различное содержание щебня и крупных камней), так и, по-видимому, с элементами смены, хотя совершенно неясно, в сторону ли развития «ложнопырейной» степи-прерии или в сторону олуговения исходной кустарниково-степе-прерийной группировки. В целом же это сообщество представляет один из типов сообществ ксерофильных кустарников, переходных к сообществам собственно кустарниковых степей (с *Caragana microphylla*).

Подобные сообщества есть, прежде всего, в условиях мелкосопочников Средней Халхи, причем они развиваются в разных районах весьма различно.

В крайне северо-западной части Средней Халхи нами было описано сообщество *Prunus pedunculata* в мелкосопочнике урочища Угтал-Цайдам на высоте 1160 м. В части характеристик оно близко к серии сообществ Селенги-Прихэнтейских низкогорий, а в ряде характеристик — к сообществам Южного Хэнтея. Предварительно мы классифицируем его как особую ассоциацию, носящую, однако, явно переходный характер.

9. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum parvigramineto-(frigida) artemisiorum — ложноминдальник мелкозлаково-холодно-полынный

Описание 6 — в урочище Угтал-Цайдам, нижняя часть скалистого мелкосопочника на высоте 1160 м со склона юго-западной экспозиции небольшой крутизны (15°), каменисто-щебнистый субстрат с развитой каштановой почвой, иногда довольно мощной (до 0.4 м), иногда с небольшими песчаными надувами. Общее число видов в ценозе — 58 (самое большое число видов в серии описания ценозов ложного миндаля с пробной площади в 100 м^2). Двуярусный ценоз с общим покрытием 07 и полнотой кустарникового яруса 03. Основу кустарникового яруса составляет *Prunus pedunculata* — широкие кусты 1—1.5 м выс. (более 20 % общего покрытия), значительна примесь *Spiraea aquilegifolia*, еще более обильны кустики *Caragana stenophylla* (не более 70 см выс. и обычно из 2—3 побегов, т. е. роль их в покрытии едва достигает 1 % площади). Часты и небольшие куртинки кустарничка *Caryopteris mongolica*. Важнейший доминант в ярусе трав и полукустарничков — *Artemisia frigida* (несколько более 10 % площади), но в целом это резко полидоминантное сообщество. Очень обилен близ кустов и даже между ними *Stipa sibirica* (до 1 м выс., доля в покрытии до 10 % площади). Обильны мелкодерновинные злаки *Agropyron cristatum* s. l. (5 % покрытия), *Cleistogenes squarrosa*, *Poa botryoides*, *Koeleria cristata* s. l., *Stipa krylovii*, единично есть *Stipa klemenzii*. Есть в ценозе и *Leymus chinensis*, но обилие его невелико и площадь куртин небольшая. Общая площадь, занятая мелкодерновинными злаками, около 15 % площади ценоза. Доля *Artemisia gmelinii* в ценозе очень скромна. Значительно чаще встречается *Lespedeza davurica*, а еще чаще — *Cymbaria daurica*. Груботравье почти отсутствует (по одному экземпляру *Saposhnikovia divaricata*, *Potentilla tanacetifolia*). Большой набор петрофитов — *Sedum aizoon*, *Rheum undulatum*, *Youngia tenuifolia*, *Amethystea coerulea*, *Cynanchum thesioides*, *Allium tenuissimum*, *Androsace incana*, *Alyssum lenense*, *Iris potaninii*, *Lophanthus chinensis*, *Orostachys thyrsiflora*, *Thymus gobicus*, *Peucedanum baicalense*, *Setaria viridis* s. l., *Crepis chrysantha* и др. — сочетается с некоторыми характерными видами для сообществ Селенги-Прихэнтейского р-на — *Artemisia scoparia*, *Cynanchum thesioides*, *Dontostemon integrifolius* (однолетник), а также характерными для Южного Хэнтея (и Средней Халхи) — *Pulsatilla bungeana*, *Rheum undulatum*, *Erysimum flavum* и др.

Совершенно ясно, что эта ассоциация отвечает своему региональному положению, но в то же время значительная роль в ней *Artemisia frigida* — результат сильного выпаса (особенно зимнего).

По контрасту охарактеризуем здесь сообщество из восточной части Средней Халхи с мелкосопочника Заан-Шире южнее Керулена, находящегося недалеко от мелкосопочника Тумэн-Цогт (в 30 км западнее), но более обособленного. И это сообщество представляет особую ассоциацию.

10. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum varioherboso-(pediformis)-caricoso-parvigraminosum — ложноминдальник разнотравно-(стоповидно)-осоково-мелкозлаковый

Описание 16 — с высоты примерно 1160 м над ур. м., на относительно пологой (5—10°) подошве и нижней части южного склона мелкосопочника Заан-Шире. Общее число видов в ценозе — 33. Двуярусное сообщество с общим покрытием ~065 (т. е. около 2/3 площади) и кустарниковым ярусом полнотой 04 (т. е. менее половины площади), развитое на щебнистом с поверхности, изредка с небольшими камнями, субстрате с маломощными светлокаштановыми почвами. Кустарниковый ярус — двусложный. В верхнем подъярусе господствует *Prunus pedunculata* (от 0.7 до 1.5 м выс., до 15—18 кустов на 100 м^2), а дополняет *Spiraea aquilegifolia* (небольшое число кустиков), нижний подъярус составлен латками низкой *Caragana microphylla* (до 25—30 см выс. и диаметром до 1—1.5 м). В травяно-полукустарничковом ярусе заметна комплексность. Участки с обилием *Stipa krylovii* чередуются с участками, занятыми *Leymus chinensis* и *Carex pediformis*, а также местами, где обильна *Potentilla acaulis* (в сочетании с разными мелкодернистыми злаками *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Poa botryoides*, *Koeleria cristata*; змеевка в этих ценозах не была обнаружена и за пределами пробной площади). Есть также участки, где появляется *Festuca lenensis* s. l. Полынь Гмелина отсутствует, *Artemisia frigida* мало, не особенно обильна и *Carex pediformis*, очень редко есть (в сочетании с типчаком или мятликом) *Carex duriuscula*. Разнотравье небогато видами, наиболее заметны *Lespedeza davurica*, *Potentilla tanacetifolia*, *Rhaponticum uniflorum* (других видов груботравья нет), *Haplophyllum davuricum*, *Iris potaninii*, *Asparagus davuricus*, *Erysimum flavum*. Очень редко замечен *Cynoctonum purpureum* (элемент ярковыраженный даурско-маньчжурский и боровой по генезису), есть здесь и *Polygala tenuifolia*, *Scorzonera radiata* — тоже виды боровые, но представить здесь в недавнее время развитие боров совершенно невозможно. Интересно, что в ценозе отсутствует *Stipa sibirica*. Конечно же, это другой, хотя и очень похожий вариант развития ложноминдальников в контакте с халхасскими степями или прерие-степями.

Два других описания (8 и 15) отличаются наиболее бедным составом, всего по 26 видов (причем в описании 8 была обследована площадка около 500 м^2, да и в описании 15 — при стандартной площадке в 100 м^2 — также фактически была осмотрена большая площадь). Оба сообщества представляют сильно нарушенные выпасом ценозы южных склонов, причем, резко отличающиеся друг от друга и от всех других в районе.

11. Ассоциация Cariopterido-(Pedunculata) Prunetum stipeto-(dahurico)-lespedezioso-cleistogeneosum — ложноминдальник с Caryopteris mongolica ковыльно-леспедециево-змеевковый

Описание 8 — в отрогах Южного Хэнтея, с высоты 1370 м на южном крутом (35°) склоне. Общее число видов в ценозе — 26. Двуярусный ценоз своеобразного строения с общим покрытием 06 и полнотой кустарникового яруса 03. В верхнем ярусе — *Prunus pedunculata* (1—1.2 м выс.), отличающийся здесь очень большим числом побегов в низких и нешироких кустах (по 8—10 скелетных осей в плотном кусте), а также немногочисленные экземпляры *Spiraea aquilegifolia*, *Caragana stenophylla*, 3 куртины *Caragana microphylla*. В нижнем ярусе — сочетание участков с господством *Caryopteris mongolica* и *Cleistogenes squarrosa*, *Lespedeza davurica* и куртин *Stipa grandis* (таким образом, это **кустарничково-травяной** ярус! *Caryopteris mongolica* — вровень и даже ниже трав — развит необычайно обильно). Обильно представлен в кустах и близ них *Stipa sibirica*. Кроме *Cleistogenes squarrosa*, из мелких злаков представлены только *Agropyron cristatum* и *Stipa klementzii* (не часто!). Обильна *Lespedeza davurica*, попадается и *Rhaponticum uniflorum*, а также *Artemisia scoparia* и *Asparagus davuricus*. Нет ни полыни Гмелина, ни холодной полыни, нет и видов осоки! Куртины *Stipa grandis* немногочисленны, но хорошо развиты, плотные (до 80 см выс.). Часты однолетники *Chamaerhodos erecta*, *Amethystea coerulea*, *Dontostemon integrifolius*. Единичны крупные особи *Leonurus sibiricus*, а также *Limonium bicolor*. Остальные виды — пестрый набор сорных трав — *Dracocephalum foetidum*, *Erodium stephanianum*, *Lappula redowskii*, *Isatis oblongata*, *Axyris amaranthoides* (обильно), *Chenopodium aristatum*, *Sisymbrium heteromallum*. Все это виды, скорее, **сорничающие аборигенные** (апофиты) — показатели сбоя на крутых склонах при выпасе.

Сообщество уникально, и поэтому было обследовано на большой площади, где повсеместно был обилен *Caryopteris mongolica*! По-видимому, этот вид в ряде случаев как раз хорошо развивается именно в условиях выпаса, препятствующего наряду с подвижностью субстрата разрастанию *Stipa grandis*.

12. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum (hedysaroides)-lespedezioso-(frigida)-artemisioso-(chinensis)-leymosum — ложноминдальник (копеечниковидно)-леспедециево-холодно-полынно-китайско-леймусовый («лжепырейный»)

Описание 15 — в мелкосопочнике Хэрлэн-тоно на высоте 1500 м, на южном склоне небольшой крутизны (15°). Общее число видов в ценозе — 26. Двуярусный ценоз с общим покрытием 07 и полнотой кустарникового яруса более 05. В кустарниковом ярусе доминирует *Prunus pedunculata* в сочетании с *Ribes pulchellum*, *Spiraea aquilegifolia*, немногочисленными латками *Caragana microphylla*. В травяном ярусе, где нечасто попадается и *Caryopteris mongolica*, доминируют корневищный злак *Leymus chinensis* (до 5 % покрытия), *Artemisia frigida* (до 3 % покрытия) и *Lespedeza hedysaroides* (до 2 % покрытия). В кустах и близ них обилен *Stipa sibirica*, есть также *Rubia cordifolia*. Из мелкодерновинных злаков изредка попадается *Stipa krylovii* и более часто (но не в изобилии) *Cleistogenes squarrosa* (других злаков, даже *Agropyron cristatum* s. l., нет). Характерно и присутствие *Achnatherum splendens* (но куртины единичны). На более открытых местах есть *Lophanthus chinensis*, *Schizonepeta multifida*, *Potentilla acervata*, *Allium anisopodium*, *Pulsatilla bungeana*, т. е. виды, обычные для этого региона, на каменистых участках также есть *Polygala tenuifolia* и *Aquilegia viridiflora*. Из сорничающих видов характерно присутствие *Urtica cannabina* (немногие крупные особи), *Dracocephalum foetidum*. Кроме *Lespedeza hedysaroides*, полностью отсутствуют виды грубroomтравья!

И это сообщество — вариант пастбищной дигрессии в ложноминдальниках, но скорее наиболее обычных для региона (с обильным набором лугостепных видов).

Совершенно иное сообщество было описано в песчаном массиве Молцог-элс, замечательного вулканического района Дариганги на юго-востоке Халхасских степей.

13. Ассоциация (Pedunculata) Prunetum psammophyto-graminoso-artemisiosum — ложноминдальник псаммофитно-злаково-полынный

Описание 20 — внутренняя часть песков Молцог-элс, абсолютная высота 1130 м, северный склон высокой барханной гряды (6—7 м выс.) в рядах барханов, разделенных межбарханными понижениями. Крутизна склона 25°, песок крупнозернистый, под кронами — с мелкозернисто-пылеватыми надувами. Величина пробной площади около 250 м^2. Двуярусный ценоз с общим покрытием 07 и полнотой древесно-кустарникового яруса 06. Общее число видов — 31. В верхнем ярусе *Prunus pedunculata* (крупные, многоствольные, до 1.5—2 м выс. — 15 кустов), 1 куст *Ribes pulchellum*, 3 дерева *Ulmus pumila* высотой 3—3.5 м. Имеется и слабо выраженный подъярус, составленный *Caragana cinerea* (выс. 0.4—0.5 м, куртины до 1.5—2 м в диам.). Распределение *Prunus pedunculata* скорее групповое (в группах по 3—5 кустов с почти полным покрытием) и единично вблизи деревьев *Ulmus pumila*.

В травяно-полукустарниковом ярусе господствуют полукустарник *Artemisia intramongolica* (5 % покрытия), длиннокорневищные злаки *Agropyron michnoi*, *Zerna korotkyi*, крупный дерновинно-корневищный *Psammochloa villosa* (до 2 м выс.), однолетний вид *Artemisia palustris* (до 5 % покрытия, в том числе и в кустах), мощный грубroomтравный стержнекорневой поликарпик *Serratula komarovii*, ближе к подножию склона — *Leymus chinensis*, *Artemisia frigida* (встречен 1 экземпляр, образующий крупную латку). В кустах обильны *Thalictrum squarrosum*, *Rubia cordifolia*, *Scutellaria scordifolia*, *Silene repens*. Между злаками — *Allium leucocephalum*, *A. anisopodium*, *Asparagus davuricus*, *Melandrium apricum*, *Galium verum*, *Olgaea leucophylla*, однолетники *Chamaerhodes erecta*, *Donthostemon integrifolius*.

Ценоз, описанный выше, конечно же представляет не просто одну из хорошо выраженных ассоциаций формации (Pedunculata) Pruneta, но совершенно иной тип (тополого-сукцесионный ряд) развития этой формации. В классификациях, строящихся на доминантной основе, это не менее чем особая группа ассоциаций, не сравнимая с основным блоком из более северных районов. В классификации на флористической основе — это, возможно, и особый порядок.

Но еще более резко отличающееся сообщество с преобладанием *Prunus pedunculata* было описано нами (во время совместной поездки с Е. И. Рачковской и Ю. Г. Евстифеевым) в своеобразном низкогорном районе между впадиной Барунхурай и Заалтайской Гоби — в горах Хувчийн-нуру, в урочище Шара-Сайр, на высоте 1350 м на склоне северо-северо-восточной экспозиции в нижней части склона над собственно ложбиной стока ущелья (сайра) с небольшим углом падения (5—10°), на каменистой с пятнами мелкого щебня почве. Ценоз был неявственно двуярусный с общим покрытием 06 и полнотой кустарникового (с участием высоких полукустарников) яруса — 055. В ценозе на площадке несколько большей, чем 100 м^2, был зарегистрирован 21 вид. И по составу их, и по характеру ценоза он был совершенно уникальным.

14. Ассоциация
(Deserto-fruticeto)-Prunetum sympegmo-(pseudodivaricato) scorzonerosum — (пустынно-кустарниково)-ложноминдальник симпегмово-растопыренно-козлецовый

Описание 1. Верхний ярус — кустарники и высокие полукустарники. Полнота — 055 (на 100 м^2).

1. *Prunus pedunculata* — sp$_2$ (8 кустов с 6—8 побегами в каждом, высота кустов — 0.6—1.2 м).
2. *Caragana leucophloea* — sp$_1$ (4 куста, высотой около 0.8—1 м, с 2—3 побегами в кусте).
3. *Zygophyllum xanthoxylon* s. l. (*Z. kaschgaricum* s. str.) (2 куста, высотой до 1 м, одноствольные, но сильно ветвящиеся).
4. *Calligonum mongolicum* — 2 куста (высотой 1—1.2 м, по 3 побега в кусте).
5. *Atraphaxis pungens* — 3 куста (0.6—0.8 м, одноствольные, густо и компактно ветвистые).
6. *Gymnocarpos przewalskii* — 2 куста (высотой 0.5—0.6 м, по 2 побега, поникающие).
7. *Kaschgaria komarovii* — 4 кустика (высотой вегетативных частей 0.25—0.4 м, генеративные побеги до 0.5 м) (фактически — межъярусное расположение).
8. *Sympegma regelii* — 5 кустиков (высотой до 0.5—0.7 м, рыхловетвящиеся, однопобеговые), группкой между кустами *Prunus* и одиночно (фактически межъярусно).
9. *Ephedra przewalskii* — 2 крупных латки диаметром 0.5 и 0.8 м, высота побегов до 15 см (фактически вровень с видами 2-го яруса).

Нижний ярус — полукустарнички и травы. Полнота — не более 025 (между и под кустами).

Scorzonera pseudodivaricata (рыхлоподушечный полукустарничек) — sp$_2$ (высотой 15—25 см, диаметр подушек 15—20 см).

Ajania grubovii (каудексовый полукустарничек) — sol (высотой 15—20 см).

A. fruticulosa (стержнекорневой поликарпик со слабовыраженным каудексом) — sol (высотой 35—40 см).

Dontostemon grandifolius (стержнекорневой поликарпик со слабовыраженным каудексом) — sol (высотой до 15 см, побеги обычно разваливающиеся).

Rheum compactum (низкий стержнекорневой поликарпик) — sol (высота с генеративным побегом — 20 см).

Allium mongolicum (дерновинный луковичный поликарпик) — sol (высотой 10—15 см).

Arnebia guttata (малолетний стержнекорневой поликарпик) — sol (высотой 10—12 см).

Преимущественно между кустами: *Zygophyllum potaninii* — sol, суккулентный однолетник (15—18 см), *Cancrinia discoidea* — sol (однолетник, до 10 см выс.), *Kochia melanoptera* (однолетник, до 8—10 см), *Salsola collina* (однолетник, до 10 см выс.), *Chenopodium* sp. (однолетник, до 12 см).

В отличие от всех предыдущих это сообщество не просто тип особой ассоциации в формации Pruneta. По-видимому, несмотря на важную роль *Prunus pedunculata*, это сообщество особой формации — полидоминантных пустынно-степных кустарниковых сообществ, в известной мере промежуточных между шибляками (кустарниковыми) и фриганоидами (фриганами собственно в том числе). Значительная сомкнутость — черта шибляков, участие своеобразных жизненных форм — высоких полукустарников, афильных кустарников (вечнозеленых!), кустарников с продолжительным периодом роста и развития (*Gymnocarpos przewalskii*) — черта, скорее, именно фриганоидов.

Выводы

Изложенный выше материал позволяет нам утверждать следующее.

1. В северной части ареала *Prunus pedunculata* образует сообщества, в известной мере, аналогичные реликтовым сообществам *Armeniaca sibirica*, но замещающие последние в более западных и южных регионах, в более ксерической среде обитания. Кроме того, в подобных сообществах *Prunus pedunculata* нет столь ярко выраженной концентрации дауро-монголо-маньчжурских и дауро-маньчжурско-северо-китайских видов.

2. На контакте со степями (главным образом, сухими) Средней Халхи и в зоне южных отрогов Хэнтея в сообществах *Prunus pedunculata* обычны характерные элементы кустарниковых и даже ковыльных сухих степей Халхи, а в горных условиях Южного Хэнтея — элементы луговых степей и полидоминантных осоково-разнотравно-мелкодерновинно-злаковых (в том числе «четырехзлаковых») степей.

3. В южной части ареала, откуда, к сожалению, особенно мало материала, сообщества *Prunus pedunculata* становятся более оригинальными и резче отличаются друг от друга в разных регионах. Здесь в них больше реликтовых типов, свойственных собственно Центральной Азии. Они характеризуют особые тополого-сукцессионные ряды псаммофитных смен в восточной части ареала и фрагмент ряда развития полидоминантных пустынно-степных кустарниковых сообществ, ранее развивавшихся во фриганоидно-(северо-пустынно)-шибляковом ряду сообществ в Северной Гоби (ныне практически не выраженном).

4. В северной части ареала представлены 2 основных тополого-сукцессионных ряда сообществ формации, связанных с остепнением и олуговением (увеличением роли лугостепных и, отчасти, боровых по происхождению элементов). В западном (Селенгинско-Прихэнтейском) секторе реликтовую основу этих сообществ подчеркивает участие *Rhamnus erythroxylon*, от ценозов *Armeniaca sibirica* они отделены более резко. Шибляковые черты сообществ здесь проявляются лишь на крутых склонах, а характер остепнения в основном — сухостепной, без участия прерийных элементов, которые здесь ассоциированы главным образом с сообществами сибирского абрикоса. В восточном (Южнохэнтейско-Прикеруленском) секторе это более заметно наряду с остепнением и олуговение этих сообществ. При этом замечательно то, что оно есть и в районе Тумэн-цогта, довольно сухого мелкосопочника, где *Prunus pedunculata* сочетается и в единых ценозах с *Armeniaca sibirica*. В этих сообществах есть и доля боровых элементов, что особенно удивительно, так как боры здесь ныне не представлены. Боры развиты в Южном Хэнтее и значительно дальше, на севере, в отрогах Хэнтея, в собственно Дауро-Монгольских участках, но в Южном Хэнтее строго боровых элементов даже меньше, а севернее нет ценозов *Prunus pedunculata*. Кроме того, пожалуй, на востоке лучше различаются и 2 ва-

рианта остепнения — с преимущественной ролью полидоминантных мелкодерновинных злаков и с участием сухостепных и прерийных элементов. Возможно, что они отражают разные этапы истории растительного покрова в голоцене.

5. Все вышесказанное свидетельствует о сложных филоценогенетических перестройках в относительно недавнее (голоценовое) время, а также о значительной роли в современных ценозах *Prunus pedunculata* выпаса (а в ряде случаев перевыпаса, сбоя) в течение многих веков (и тысячелетий). Несмотря на то что шибляковое ядро этих сообществ сохранилось на крутых склонах, оно весьма обеднено, расселение же на пологие склоны было возможно лишь при крупных ландшафтных перестройках (и сдвигах климатических границ, их вызывающих).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бойков Т. Г. Охрана редких растений оз. Байкал. Улан-Удэ, 1993. 19 с.

Бойков Т. Г., Большаков Н. М., Буинова М. Г. и др. Миндаль черешчатый // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 1990. С. 89—107.

Екимова Н. В. Состояние природных популяций *Amygdalus pedunculata* Pall.: перспективы охраны (Западное Забайкалье) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2002. С. 108—109.

Камелин Р. В. География и фитоценология *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. // Раст. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 1—2. С. 3—26.

Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1984. 265 с.

Миркин Б. М., Кашапов Р. С., Наумова Л. Г. Общая характеристика растительности // Сухие степи МНР. Природные условия (сомон Унджул). Л., 1984. С. 87—93.

Пешкова Г. А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск, 1985. 145 с.

Пыхалова Т. Д., Бойков Т. Г., Сэкулич И. Р. Миндальники злаково-холоднополынные. // Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск, 1996. С. 71—72.

Hilbig W. Pflanzengesellschaften der Mongolei // Erforschung biol. Ress MVR. 1990. Bd 8. S. 5—146.

Maximowicz C. Enumeratio plantarum hucusque in Mongolia nec non adjacente parte Turkestania sinensis lectarum. 1 // Науч. результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. бот. 1889. Т. 2. (I—IV). С. 1—146.

Okabe S. Zur Cytologie der Gattung *Prunus* // Sci. Report Tohoku Univ. 1928. Ser. IV, Biol. Vol. 3. N 4. P. 733—743.

SUMMARY

The geographical range of *Prunus pedunculata* (Pall.) Maxim. (= *Amygdalus pedunculata* Pall.) is described, as well as the communities, formed by this species in Mongolia, including in both steppe regions and mountain-desert areas of Gobi deserts. The problems of history of the vegetation cover of Mongolia and the possible origin of *P. pedunculata* are discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 : 581.4 + 582.261/296

© С. И. Генкал,[1] Е. Г. Лупикина,[2] Е. В. Лепская[3]

CYCLOTELLA TRIPARTITA (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ОЗЕР КАМЧАТКИ И ЗАБАЙКАЛЬЯ

S. I. GENKAL, E. G. LUPIKINA, E. V. LEPSKAYA.

CYCLOTELLA TRIPARTITA (*BACILLARIOPHYTA*) FROM LAKES OF KAMCHATKA AND THE EASTERN BAIKAL REGION

[1] Институт биологии внутренних вод РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок
[2] Институт вулканологии РАН
683006 Петропавловск-Камчатский, Бульвар Пийпа, 9
[3] Камчатский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18

Поступила 03.09.2002
Окончательный вариант получен 12.08.2003

Изучена морфология *Cyclotella tripartita* из планктона и осадков озер Камчатки и Забайкалья с использованием световой и электронной микроскопии. Выявлена значительная изменчивость основных диагностических признаков (диаметр и рельеф створки, число штрихов и краевых выростов в 10 мкм, число центральных выростов, число и расположение лакун на створке). Приведены данные по многолетней динамике *C. tripartita* в оз. Курильское (Камчатка). На основе оригинальных и литературных данных дан расширенный диагноз вида.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Cyclotella tripartita*, СЭМ, морфология, экология, озера, Камчатка, Забайкалье.

Вид *C. tripartita* был описан H. Håkansson (1990a) из планктонных проб и осадков озер Канады и Европы. Согласно краткому первоописанию, диаметр створки от 2 до 18 мкм, число штрихов в 10 мкм 19—22, краевые выросты с двумя опорами на каждом 4(5)—7 интерштрихе. В синонимику к *C. tripartita* были сведены *C. kisselevii* O. Korotk. (Короткевич, 1959) и *C. kissilevii* var. *leprindica* Loginova et Vischnevskaya (Логинова, Вишневская, 1987), однако в диагноз *C. tripartita* не были включены признаки указанных таксонов. Позднее были опубликованы результаты изучения *C. kisselevii* из южнокамчатского оз. Курильское (Генкал, 1991). Согласно диагнозу *C. kisselevii*, приведенному Т. Ф. Козыренко и др. (1992), диаметр створки варьирует от 5 до 32 мкм, число штрихов от 12 до 20 в 10 мкм, краевые выросты с опорами расположены на 3—8-й, реже — 4—9-й или 11-й межальвеолярной перегородке, в центральной части створки 6—12 секторов и 1—9(11) центральных выростов с 2 опорами. W. Scheffler и J. Padisak (1997) проследили сезонную динамику (январь—декабрь) *C. tripartita* в глубоком олиготрофном оз. Stechlinsee (Германия) и выявили морфологические особенности этого вида. Пик развития был зафиксирован в мае. По их данным, встречались короткие цепочки до 6 клеток, диаметр створки варьировал от 4 до 17 мкм, число штрихов в 10 мкм от 19 до 22. краевые выросты располагались на 3—7-м ребре. По литературным данным, *C. tripartita* имеет северное циркумполярное распространение и характерен для больших глубоких олиготрофных водоемов с высокой прозрачностью, нейтральным или слабо щелочным pH, с концентрацией Ca^{2+} от 6 до 46 мг/л и общего фосфора 6.6 мкг/л (Scheffler, Padisak, 1997; Gregory-Eaves et al., 1999). H. Håkansson (2002) провела сравнение морфологически сходных видов *C. tripartita*, *C. rossi*, *C. polymorpha*, *C. kuetzingiana*, *C. comensis* и *C. ocellata*. Однако она не привела четких морфологических и экологических критериев, по которым возможно достоверное разделение перечисленных видов, и оставила диагноз *C. tripartita* без изменений.

Материал и методика

Нами изучены выборки *C. tripartita* из летнего планктона камчатских нерковых нерестово-нагульных озер Ватыт Гытхын, Лиственничное и Курильское (сбор и коллекция Е. В. Лепской). Для сравнения привлекли материалы из разновозрастных отложений Камчатки: нижнеплейстоценовые озерные осадки «толщи синих глин» Центральной Камчатской депрессии (ЦКД), скважина 9, глубина 449—450 м, образец № 62—87; из кальдеры вулкана Узон: голоценовые образцы поверхностных наилков в литорали оз. Дальнее; верхнеплейстоценовые вулканогенно-осадочные туфоалевролиты серовато-палевого цвета, отобранные на центральном термальном поле близ источника Бурлящий (шурф, глубина 2.95 м, сбор И. А. Егоровой), образец № 231—84; верхнеплейстоценовые розово-палевые алевролиты из разреза по правому притоку ручья Комариный (50 м от устья ручья, глубина 0.7 м, сбор И. А. Егоровой), образец № 8—85; поверхностные донные осадки «II озерка» близ оз. Круглое, образец № 52—91. В работе также использовали образцы голоценовых осадков из озер Забайкалья: Малое Леприндо образец № 49—87 (коллекция любезно передана Е. М. Вишневской) и летние планктонные пробы оз. Даватчан (сбор Н. А. Бондаренко).

Образцы исследовали в световом (Olympus BX40) и электронном сканирующем (JSM-25 S) микроскопах. Подсчеты и замеры основных количественных признаков (диаметр створки, число штрихов и краевых выростов с опорами в 10 мкм, число краевых и центральных выростов с опорами на створке) проводили по электронно-микроскопическим изображениям на негативах. При обработке полученных данных использовали методы статистики и многомерного анализа (Андреев, 1980), при этом номера исследованных выборок соответствуют следующим образцам: 1 — 49—87, 2 — 52—91, 3 — 62—87, 4 — 231—84, 5 — 8—85, 6 — оз. Курильское, 7 — оз. Даватчан, 8 — оз. Лиственничное, 9 — оз. Ватыт Гытхын.

Результаты и обсуждение

В озерах Камчатки, имеющих высокую ценность как нерковые нерестово-нагульные водоемы, *C. tripartita* sensu lato, по нашим данным, демонстрирует высокую степень морфологической изменчивости. То же наблюдается в толщах верхнеплейстоценовых отложений, где *C. tripartita* s. l. является породообразующим видом. Наибольший размах диаметра створки наблюдается в толще «синих глин» ЦКД, наименьший — в оз. Лиственничное (рис. 1). Максимальный диаметр створки (36.6 мкм) и его среднее значение также зафиксированы в выборке из ЦКД. Минимальный диаметр створки (4.8 мкм) отмечен в оз. Ватыт Гытхын. Håkansson (1990a, 2002) приводит минимальный размер створки — 2 мкм. Ни в одной из многочисленных выборок этого вида нами и другими исследователями такой диаметр не зафиксирован. Вероятно, это указание ошибочно. Инициальные створки диа-

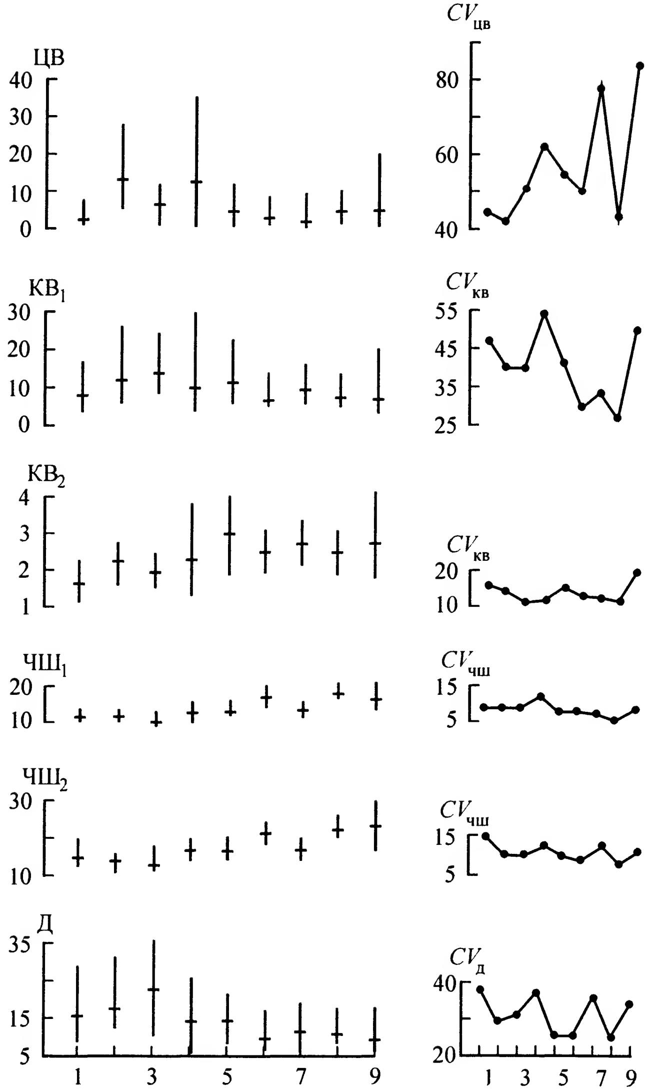


Рис. 1. Изменчивость основных количественных признаков *Cyclotella tripartita*.

ЦВ — число выростов с опорами на створке, $КВ_1$ — общее число краевых выростов с опорами на створке, $КВ_2$ — число краевых выростов с опорами в 10 мкм, $ЧШ_1$ — число штрихов в 10 мкм, подсчитанное по методу С. И. Генкала (1977), $ЧШ_2$ — число штрихов в 10 мкм, подсчитанное общепринятым способом (Anonymous, 1975), Д — диаметр створки. *CV* — коэффициент вариации. Номера выборок соответствуют таковым раздела «Материал и ...». Вертикальные линии — размах признака, горизонтальные — среднее арифметическое значение признака.

метром 17.2—18.3 мкм мы наблюдали в озерах Курильском и Лиственничном. Согласно данным С. И. Генкала и Н. А. Бондаренко (2001), у *C. tripartita* из небольших ультраолиготрофных озер Забайкалья и Прибайкалья размер инициальных створок варьировал от 19.2 до 20 мкм. Небольшой размах диаметра створки, его среднего значения и более низкие значения этого признака отмечены в выборках из современного фитопланктона, что согласуется с литературными данными (Håkansson, 1990a; Scheffler, Padisak, 1997). В оз. Дальнем отмечены сходные диапазон изменчивости диаметра створки (8.7—21.3 мкм) и размер инициальной створки (20 мкм).

Максимальное значение коэффициента вариации диаметра створки отмечено в выборке из голоценовых осадков оз. Малое Леприндо, минимальное — в оз. Лиственничное. Интересно отметить тот факт, что в современном материале из оз. Малое Леприндо диаметр створки варьирует от 4.8 до 20 мкм. Возможно, что различия в максимальных размерах створки в выборках из отложений связаны с многолетней изменчивостью этого вида. Из литературы известны случаи уменьшения главной моды диаметра створки у ряда центрических диатомовых водорослей: например, у *Melosira helvetica* Hust. с 12 до 6 мкм в течение 14 лет, *Stephanodiscus hantzschii* Grun. с 14 до 8 мкм в течение 7 лет (Hutchinson, 1967).

Диапазон изменчивости числа штрихов в 10 мкм наибольший в популяции из оз. Ватыт Гытхын, наименьший — из ЦКД. Максимальное значение среднего арифметического значения этого признака зафиксировано в выборках из оз. Лиственничное и Ватыт Гытхын, минимальное — в выборке из ЦКД. В современном материале наблюдаются более высокие значения среднего арифметического числа штрихов в 10 мкм. Наиболее изменчив этот признак по коэффициенту вариации в образцах из верхнеплейстоценовых вулканогенно-осадочных глин из кальдеры вулкана Узон, наименее — в выборке из оз. Лиственничное.

Максимальный размах общего числа краевых выростов с опорами на створке и коэффициента вариации наблюдается в вулканогенно-осадочных глинах из кальдеры вулкана Узон, минимальный — в выборке из оз. Курильское. Судя по коэффициенту вариации, этот признак наименее изменчив в выборке из оз. Лиственничное. По максимальным величинам среднего значения числа центральных выростов с опорами на створке, коэффициенту вариации (*CV*) и диапазону изменчивости выделяются также выборки из вулканогенно-осадочных глин, минимальных из оз. Малое Леприндо. Наибольшее значение *CV* отмечено для выборки из оз. Ватыт Гытхын, наименьшее — в выборке из поверхностных донных осадков озерка близ оз. Круглое. Опор обычно 2, иногда встречаются выросты с 3 опорами.

В целом из исследованных признаков наиболее изменчивыми оказались число центральных выростов с опорами и диаметр створки, а наиболее стабильными — число штрихов и краевых выростов в 10 мкм. Такой порядок расположения признаков наблюдается и у других представителей этого рода (неопубликованные данные С. И. Генкала). Обращает на себя внимание большой коэффициент вариации числа центральных выростов (до 84 %). Однако, по нашим данным, у ряда других представителей центрических диатомовых этот признак также относится к наиболее изменчивым: *Stephanodiscus agassizensis* до 55 %, *Cyclotella meneghiniana* до 60, *Cyclostephanos dubius* до 82 %. По размаху среднего значения выделяются выборки из современного материала (рис. 1). Вместе с тем выборка из фитопланктона оз. Малое Леприндо по диаметру створки 14.8—20 мкм отличается от таковой из голоценовых осадков этого же водоема (7.5—28.8 мкм). В то же время в выборке из верхнеплейстоценовых отложений по притоку ручья Комариного диапазон изменчивости диаметра створки (8.2—22 мкм) соответствовал таковому из современного материала.

Для выявления различий между изученными выборками были рассчитаны обобщенные расстояния Махаланобиса. Использовали следующие признаки: диаметр створки, число штрихов в 10 мкм, число краевых и центральных выростов (табл. 1). Величина расстояния Махаланобиса варьировала от 2 до 261.1. Такой порядок величин этого расстояния соответствует межпопуляционному и наблюдается между выборками из популяций у других представителей рода при использовании близкого набора признаков: *Cyclotella meneghiniana* (1—1060), *C. stelligera* (0.7—549). Минимальные значения расстояния отмечены между выборками из озер Куриль-

ТАБЛИЦА 1

Расстояние Махаланобиса между исследованными выборками

№ выборок	2	3	4	5	6	7	8	9
1	147.5	16.0	174.0	32.7	99.7	38.3	186.3	123.1
2		37.9	6.5	17.7	90.9	45.6	104.8	69.8
3			86.8	52.5	160.9	39.1	261.1	215.2
4				28.7	82.9	59.9	68.1	25.2
5					37.0	5.7	74.8	35.1
6						59.2	2.0	12.7
7							110.8	41.3
8								21.3

Примечание. Номера выборок соответствуют таковым раздела «Материал и методика».

ское—Лиственничное, верхнеплейстоценовых пеплов притока ручья Комариного—оз. Даватчан, донных осадков озерка близ оз. Круглое—верхнеплейстоценовых глин близ источника Бурлящий. Максимальные величины расстояния имеют место между выборками из нижнеплейстоценовых осадков ЦКД — озера Лиственничное, Ватыт Гытхын. Согласно построенной дендрограмме различий, рассчитанной по тем же расстояниям Махаланобиса (рис. 2), в первую группу попали выборки из голоценовых осадков оз. Малое Леприндо (Забайкалье) и нижнеплейстоценовых осадков ЦКД. Вторую группу составили выборки из современного материала озер Камчатки (Ватыт Гытхын, Лиственничное и Курильское). В третью вошли узонские выборки (231—84, 8—85 и 52—91) и из фитопланктона оз. Даватчан. Распределение изученных выборок в координатах главных компонент при использовании этого же комплекса признаков не выявило четко отграниченных классов (рис. 3), хотя в данном случае можно отметить сходное расположение выборок из озер Ватыт Гытхын и Лиственничное выше оси первой главной компоненты, совпадение в расположении выборок из оз. Малое Леприндо и ЦКД ниже этой оси и промежуточное положение остальных выборок (8—85, 52—91, 231—84, Курильское и Даватчан).

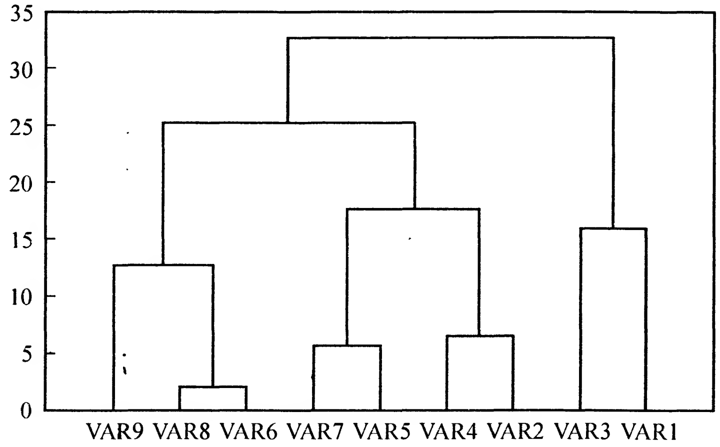


Рис. 2. Дендрограмма различий между исследованными выборками.
По оси — расстояние Махаланобиса.

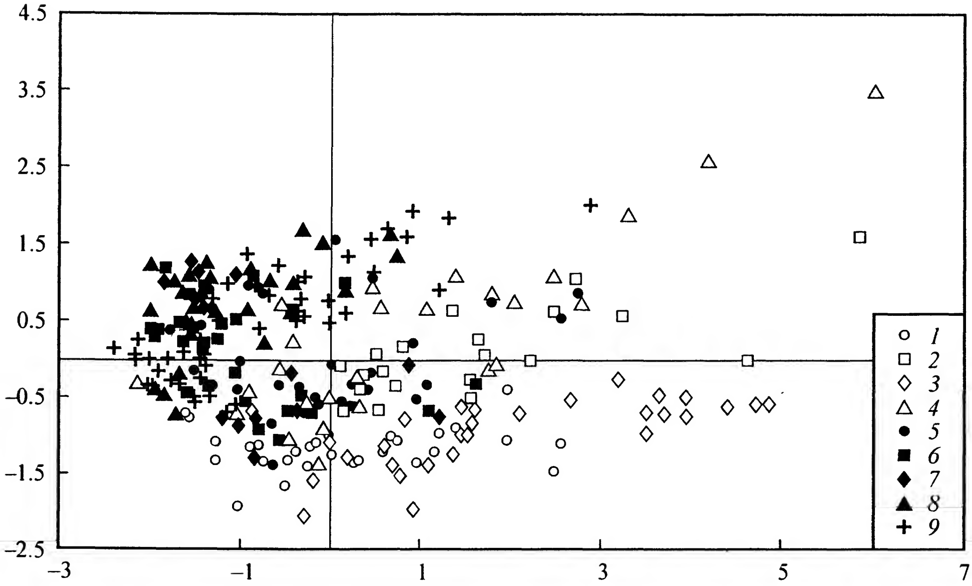


Рис. 3. Распределение изученных выборок в координатах первых двух главных компонент.

1—9 — номера выборок. Вклад признаков в компоненты — Е1: +0.578Д –0.390ЧШ +0.556КВ +0.453ЦВ; Е2: –0.139Д +0.786ЧШ +0.249КВ +0.548ЦВ.

Вариабельность качественных морфологических признаков панциря можно продемонстрировать на примере выборки из оз. Ватыт Гытхын (табл. I, II). Рельеф створки варьировал в значительной степени — от четко выраженной радиально-волнистой центральной части (табл. I, *1*, *5—7*) до почти плоской (табл. I, *6*, *8*). Нередко на наружной поверхности створки наблюдались мелкие бугорки, гранулы и шипики (табл. I, *1*, *3—7*). Размер и расположение лакун на створке также варьировали весьма сильно: от характерного для *C. tripartita* расположения лакун в секторах (табл. I, *1—5*) до близкого к *C. rossii* Håkansson расположения лакун в радиальных рядах (ср. табл. I, *6* и fig. 25, Håkansson, 1990b; tab. 64, figs 5, 7, Krammer, Lange-Bertalot, 1991), *C. polymorpha* Håkansson et Meyer (ср. табл. I, *7* и figs 1, 12—14, Meyer, Håkansson, 1996; fig. 328, Håkansson, 2002) или *C. kuetzingiana* Thw. (ср. табл. I, *8* и figs 333, 336, Håkansson, 2002). Аналогичную картину у *C. tripartita* наблюдали W. Scheffler и J. Padisak (1997, figs 6—8), у *C. rossi* — K. E. Camburn, D. F. Charles (2000, Pl. 1, figs 4—6). Значительная изменчивость в размерах и расположении лакун на створке имеет место и у других видов *Cyclotella* — *C. ocellata* (Генкал, Загоренко, 1987; Kiss et al., 1996; Hegewald, Hindakova, 1997; Kiss et al., 1999), *C. polymorpha* (Meyer, Håkansson, 1996). По данным R. Teubner (1995), изучавшего разностворчатые панцири *Cyclotella*, в пределах одной клетки могут встречаться одновременно самые разные морфотипы, которые характерны для ряда самостоятельных таксонов (*C. kuetzingiana* var. *radiosa*, *C. kuetzingiana* var. *planetophora*, *C. ocellata*, *C. comensis*), поэтому, по его мнению, расположение и размер лакун на створке имеют ограниченную таксономическую ценность или вообще не имеют таковой. Здесь необходимо подчеркнуть, что в диагнозах трудных для определения видов *C. comensis*, *C. ocellata*, *C. rossii* отсутствует информация о таких важных признаках как число штрихов и краевых выростов с опорами в 10 мкм, число выростов на створке и их расположение (Håkansson, 2002). В связи с этим нередко сложно провести идентификацию вида как с внутренней, так и с наружной по-

ТАБЛИЦА 2

Средняя для слоя 0—дно концентрация биогенов в некоторых камчатских озерах

Озера	Площадь зеркала, км^2	Средняя глубина, м	Концентрация биогенов			
			P_m, мг/л	N_m, мг/л	Fe_{total}, мг/л	Si, мг/л
Курильское	72.0	306	0.006	0.165	0.05	1.27
Ватыт Гытхын	3.5	64	0.007	0.153	0.03	2.33
Лиственничное	2.2	28	0.008	0.247	0.03	3.37

Примечание. P_m — минеральный фосфор, выраженный в PO_4; N_m — минеральный азот, равный сумме аммонийного, нитритного и нитратного азота; Fe_{total} — общее растворенное железо; Si — растворенный кремний.

верхности створок, особенно если речь идет о *C. tripartita* и *C. ocellata* (ср. рис. п, ф, Генкал, Загоренко, 1987; табл. II, *4* и fig. 19, Kiss et al., 1996; табл. I, *6*, *7* и figs 17, 29, 36, 37, Kiss et al., 1999; табл. I, *6*, *7*; II, *5*, *6* и figs 26, 28, 31, 35—40, Hegewald, Hindakova, 1997).

Комплексный мониторинг озер Камчатки позволил уточнить экологические особенности *C. tripartita*. Вид довольно обилен в изученных олиготрофных озерах, которые имеют разные размер и глубину, но сходное содержание биогенных элементов (табл. 2). Наиболее полный ряд данных за 21 год имеется для оз. Курильское, в котором *C. tripartita* является субдоминантным видом. Его среднемесячная численность в течение этого периода варьировала от 0 до 2210 кл/мл. Для сезонных колебаний численности *Cyclotella* отмечено 2 пика: летний (июль) и более продолжительный осенний (сентябрь—ноябрь) (рис. 4). Многочисленные колебания средней за вегетационный период (май—октябрь) численности циклотеллы внутри структурообразующего планктонного фитокомплекса, который формирует также *Stephanodiscus alpinus* Hust. и *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.) Haworth, показаны на рис. 5. По нашим данным, значение средней численности *C. tripartita* за сезон достоверно положительно коррелирует с величиной соотношения минеральный

Месяц	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
N, кл/мл	63	29	31	17	70	123	209	85	235	252	208	113

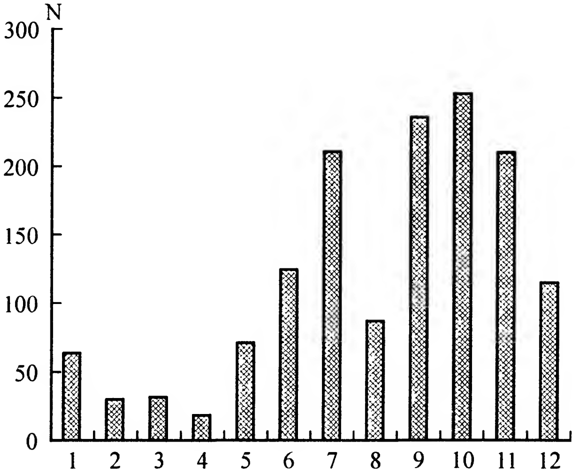


Рис. 4. Сезонные колебания средней численности *Cyclotella tripartita* для слоя 0—200 м в оз. Курильское в 1980—2000 гг.

	3 %A →	2 %S →	1 %C →
1980	94	3	3
1981	77	17	6
1982	83	7	10
1983	62	18	20
1984	56	25	19
1985	67	11	22
1986	74	2	24
1987	52	39	9
1988	10	6	84
1989	47	48	5
1990	91	1	8
1991	56	9	35
1992	60	30	10
1993	87	4	9
1994	92	6	2
1995	97	2	1
1996	97	1	2
1997	98	1	1
1998	94	4	2
1999	98	2	0
2000	95	3	2

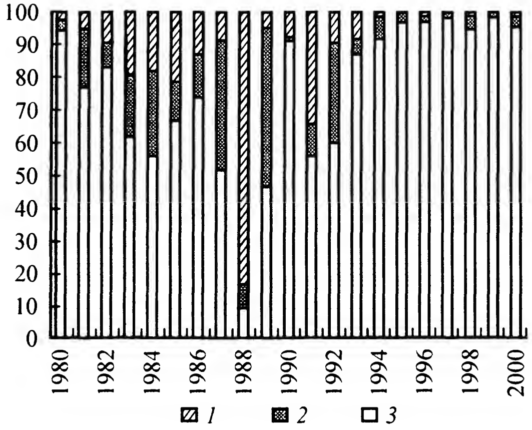


Рис. 5. Многолетние колебания относительной численности составляющих доминантного ядра фитопланктонного комплекса оз. Курильское.

1 — *C. tripartita*, *2* — *Stephanodiscus alpinus*, *3* — *Aulacoseira subarctica*. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — %.

азот : минеральный фосфор ($N_m : P_m$): $r = 0.91, p < 0.05, n = 18$ (данные по N_m имеются за 18 лет). Небольшое количество проб из других озер не позволяет проследить сезонную и тем более многолетнюю динамику в них. Однако в оз. Ватыт Гытхын массовое развитие *C. tripartita* (1121 кл/мл) также наблюдали при очень высоком соотношении $N_m : P_m$ (33 000).

Как правило, *C. tripartita* в камчатских озерах встречается в виде одиночных клеток. Однако в последние годы в оз. Курильское участились случаи нахождения коротких рыхлых цепочек. Обычно цепочки состоят из 4, реже 8—12 клеток. Предположительно, это следствие уменьшения притока фосфора, динамика которого в оз. Курильское тесно связана с заходами на нерест тихоокеанского лосося нерки, и снизившейся во второй половине 1990-х годов XX в. температуры воды.

На основе наших и литературных данных приводится расширенный диагноз *C. tripartita*.

Cyclotella tripartita Håkansson emend. Genkal, Lupikina et Lepskaya (Håkansson, 1999a : 78, figs 1—4, 9—11, 13). — *C. kisselevii* O. Korotk., 1959 : 92, фиг. 2—4. — *C. kisselevii* var. *leprindica* Log. et Visch., 1987 : 920, рис. 2, фиг. 1—17.

Клетки одиночные или в коротких цепочках (до 12 клеток). Панцирь цилиндрический, с 2—4 вставочными ободками. Створки 4.8—36.6 мкм в диам.; центральная часть отчетливо радиально-волнистая, иногда плоская. Периферическая зона шириной от 1/3 до 1/2 радиуса створки. Штрихи сложные (трех- или многорядные), 11—30 в 10 мкм. Ребра с мелкими бугорками, гранулами и шипиками, густо расположенными на загибе, иногда без них. Альвеолы простые, узкие, овальные. Двугубый вырост в периферической зоне. Краевые выросты с 2 опорами на 2—12 межальвеолярных перегородках. Центральная часть створки с 6—12 секторами, иногда без них. Выпуклые сектора несут мелкие бугорки и гранулы, иногда без них; вогнутые сектора с лакунами, от одной до нескольких. В центре створки 1—35 центральных выростов с 2 (реже с 3) опорами, расположенными беспорядочно или в радиальных рядах. Ауксоспоры шаровидные (табл. I, II).

Пресноводный планктонный вид ультраолиготрофных и олиготрофных водоемов с высоким соотношением минеральных N : P.

Эоплейстоцен — ныне Камчатка. Голоцен — ныне Забайкалье, Прибайкалье. Ныне — Ладожское оз., побережье Баренцева моря, Аляска, Канада, Швеция, Германия.

Благодарности

Авторы выражают признательность Е. М. Вишневской, С. П. Озорниной и Н. А. Бондаренко за предоставленные коллекционные материалы; Г. К. Хурсевич, Л. П. Логиновой, В. Ф. Лунькову за помощь в проведении электронно-микроскопических исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. З. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 142 с.

Генкал С. И. К методике подсчета некоторых таксономически значимых структурных элементов створки у диатомовых водорослей сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 848—851.

Генкал С. И. К морфологии и систематике *Cyclotella kisselevii* O. Korotk. (*Bacillariophyta*) // Альгология. 1991. Т. 1. № 3. С. 17—23.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Материалы к флоре водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) некоторых озер Прибайкалья и Забайкалья // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 2001. № 1. С. 3—10.

Генкал С. И., Загоренко Г. Ф. Новые данные о тонкой структуре панциря *Cyclotella ocellata* Pant. (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1987. № 74. С. 11—15.

Козыренко Т. Ф., Логинова Л. П., Генкал С. И. и др. Род *Cyclotella* Kütz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. С. 24—47.

Короткевич О. С. Новые данные о диатомовых водорослях литорали Баренцева моря // Бот. матер. отдела споровых раст. БИН АН СССР. 1959. Т. 12. С. 88—98.

Логинова Л. П., Вишневская Е. М. Новые таксоны рода *Cyclotella* Kütz. из верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений Белоруссии и Забайкалья // Доклады АН БССР. 1987. Т. 31. № 10. С. 920—923.

Anonymous. Proposals for a standartization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. S. 323—354.

Camburn K. E., Charles D. F. Diatoms of low-alkalinity lakes in the Northeastern United States Philadelphia, 2000. 152 p.

Gregory-Eaves I., Smol P. J., Finney B. P., Edvards M. E. Diatom-based transfer functions for inferring past climatic and environmental changes in Alaska. USA // Arctic, Antarctic and Alpin Research. 1999. Vol. 31. N 4. P. 353—365.

Håkansson H. Cyclotella tripartita sp. nov. (*Bacillariophyceae*) and the relationship to similar taxa / Ouvrage dédié à H. Germain. Koeltz, 1990a. P. 75—82.

Håkansson H. A comparison of *Cyclotella krammeri* sp. nov. and *C. schumannii* Håkansson stat nov. with similar species // Diatom Res. 1990b. Vol. 5. P. 261—271.

Håkansson H. Compilation and evaluation of species in the genera *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella*, with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Rese. 2002. Vol. 17. P. 1—139.

Hegewald E., Hindakova A. Variability of natural population and clones of the *Cyclotella ocellata*-complex (*Bacillariophyceae*) from the Gallbory-pond, NW-Germany // Algol. Studies. 86. 1997. P. 17—37.

Hutchinson G. E. A Treatise on Limnology. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. J. Wiley, Sons (eds). New York, 1967. Vol. 2. 1115 p.

Kiss K. T., Rojo C., Cobelas M. A. Morphological variability of a *Cyclotella ocellata* (*Bacillariophyceae*) population in the Lake Las Madres (Spain) // Algol. Studies. Vol. 82. 1996. P. 37—55.

Kiss K. T., Klee R., Hegewald F. Reinvestigation of the original material of *Cyclotella ocellata* Pantocsek (*Bacillariophyceae*) // Algol. Studies. 93. 1999. P. 39—53.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae.* Unter Mitarbeit von H. Håkansson und M. Nörpel. Süsswasserflora von Mitteleurope (H. Ettl, J. Gerloff, H. Heinig und D. Mollenhauer, eds). Stuttgart, Jena, 1991. Bd 2/3. P. 1—576.

Meyer B., Håkansson H. Morphological variation of *Cyclotella polymorpha* sp. nov. (*Bacillariophyceae*) // Phycologia. 1996. Vol. 35. N 1. P. 64—69.

Scheffler W., Padisak J. Cyclotella tripartita (*Bacillariophyceae*) a dominant species in the oligotrophic Lake Stechlin, Germany // Beih Nova Hedwigia. 1997. Vol. 65. P. 221—232.

Teubner K. A light microscopical investigation and multivariate statistical analyses of heterovalvar cells of *Cyclotella*-species (*Bacillariophyceae*) from lakes of the Berlin—Brandenburg region // Diatom Res. 1995. Vol. 10. P. 191—205.

SUMMARY

Cyclotella tripartita (*Bacillariophyta*) was studied from sediments and planktonic samples of lakes of Kamchatka and the Eastern Baikal region. These species exhibits significant morphological variability both by quantitative and qualitative characteristics. Based on original and published data, an enlarged diagnosis of *C. tripartita* is given.

УДК 574.5(282.415.387)

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© П. Г. Беляева

ФИТОПЕРИФИТОН ПРЕДГОРНОЙ РЕКИ СЫЛВА (БАССЕЙН КАМЫ)

P. G. BELYAEVA. PHYTOPERIPHYTON IN THE FOOTHILL SYLVA RIVER (THE KAMA RIVER BASIN)

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН
614081 Пермь, ул. Голева, 13
Факс (3422)446711
E-mail: belyaeva@psu.ru

Поступила 18.04.2003
Окончательный вариант получен 23.07.2003

Приведены результаты альгологических исследований р. Сылвы (предгорный водоток в бассейне р. Камы на Среднем Урале) за 1992—2001 гг.: таксономический состав, численность и биомасса водорослей перифитона на макрофитах (эпифитон) и каменистых грунтах (эпилитон), а также планктона. Представлен список водорослей и дана их эколого-географическая характеристика.

Ключевые слова: речная экосистема, перифитон, фитопланктон, альгоценоз, массовые виды, факторы среды.

К настоящему времени достаточно хорошо изучены структура и продуктивность фитопланктона открытых участков озер и водохранилищ, в малой степени — литоральные альгоценозы (Девяткин, 2003). При исследовании речных экосистем в последние десятилетия большое внимание уделяется изучению перифитона и его функциональной роли во внутриводоемных процессах (Комулайнен, 2002). Альгоценозы перифитона водоемов и водотоков бассейна рек Кама, Урал и сопредельных территорий остаются недостаточно изученными (Стенина и др., 2001; Ярушина, 2003).

Цель данной работы — изучение видового состава водорослей и структуры альгоценозов предгорной р. Сылвы в бассейне Камы.

Материал и методика

Пробы отбирали в среднем течении р. Сылвы, которая является притоком р. Камы 2-го порядка и впадает в Сылвенско-Чусовской залив Камского водохранилища (рис. 1). Средняя глубина реки не превышает 1 м, наибольшая достигает 4 м, ширина — до 60—70 м. По руслу реки имеются многочисленные перекаты и отмели с преобладанием гравийно-галечных и валунных грунтов. Сылва относится к рекам со средней минерализацией гидрокарбонатно-кальциевых вод, с большим количеством сульфатов и характеризуется снеговым питанием и коротким периодом стока талых вод (Ресурсы..., 1972).

Альгологические материалы собраны в 1996—2001 гг. автором и в 1992—1995 гг. сотрудниками кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии Пермского государственного университета (ПГУ). В районе учебно-научной базы ПГУ «Предуралье» пробы обрастаний отбирали с мая по октябрь с интервалом в 7—10 дней. С учетом гидробиологического режима станции точки отбора проб были приурочены к наиболее типичным для среднего течения Сылвы биотопам: каменистым грунтам перекатов без заиления, слабозаиленным грунтам плеса, зарослям макрофитов (ассоциации рдестов *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus* L., *P. gramineus* L. и *P. pectinatus* L.). Кроме того, в зарослях фитоценозов устанавливали (в 3—5 повторностях) экспериментальный субстрат из полиэтиленовой пленки — модель листьев рдестов. В 1998—1999 и 2000—2001 гг. были выполнены круглогодичные наблюдения, в июне—июле 2000 и 2001 гг. проведены маршрутные гидробиологические съемки (рис. 1). Всего было отобрано и обработано 556 проб фитоперифитона и для сравнительного описания 34 пробы фитопланктона.

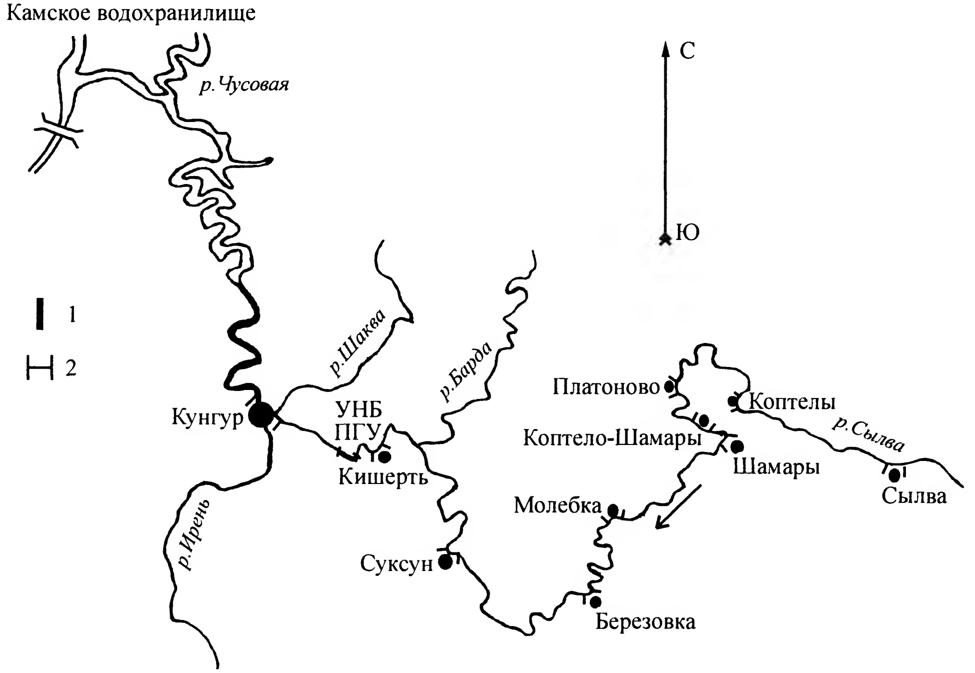


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб водорослей в среднем течении р. Сылвы. *1* — станции, *2* — участок стационарных работ в районе УНБ ПГУ «Предуралье».

Сбор фитопланктона и фитоперифитона производили по стандартной методике (Методика..., 1975; Топачевский, Масюк, 1984; Водоросли, 1989). При отборе фитоперифитона субстраты извлекали из воды, счищали с них обрастания с использованием жесткой кисточки и фиксировали 4 %-м формалином. Диатомовые водоросли определяли в постоянных препаратах с использованием масляной иммерсии. Панцири диатомовых освобождали от органического вещества методом «холодного сжигания» в хромовой смеси (Методика..., 1975). Подсчет водорослей производили в камере Нажотта объемом 0.02 мл под микроскопом PZO-Warszawa при 500—700-кратном увеличении. Биомассу водорослей определяли стандартным объемно-весовым методом (Девяткин, 1979; Водоросли, 1989).

Таксономическую принадлежность водорослей устанавливали по определителям и справочникам пресноводных водорослей СССР и УССР (Голлербах и др., 1953; Забелина и др., 1954; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Топачевский, Масюк, 1984; Водоросли, 1989). Отделы водорослей в табл. 1 представлены согласно классификации, принятой отечественными альгологами в серии «Определитель пре-

ТАБЛИЦА 1

Флористический состав перифитона и планктона среднего течения р. Сылвы, 1999—2001 гг.

Таксоны	Фитоперифитон		Фитопланктон	Распространение	Сапробность
	эпилитон	эпифитон			
1	2	3	4	5	6
CYANOPHYTA					
CHROOCOCCALES					
Coelosphaerium sp.	+	—	+	=	—
Dactylococcopsis raphidioides Hansg.	—	—	+	к	*о—β*
Gloeocapsa minima (Keissl.) Hollerb.	+	—	+	к	—
G. minuta (Kütz.) Hollerb.	+	—	—	к	*о*
G. turgida (Kütz.) Hollerb.	—	—	+	к	*о*
Gomphosphaeria lacustris Chod. f. *lacustris*	—	—	—	к	*о—β*
G. lacustris f. *compacta* (Lemm.) Elenk.	+	—	+	к	*β—о*
Merismopedia elegans A. Br.	+	+	+	к	*о—β*
M. glauca (Ehr.) Näg.	+	+	+	к	*о—β*
M. minima G. Beck	+	+	—	к	—
M. punctata Meyen	+	+	+	к	*β*
M. tennuissima Lemm.	+	—	+	к	*β—α*
Microcystis sp.	—	+	+	=	—
NOSTOCALES					
Anabaena affinis Lemm.	+	—	—	к	*β*
A. aequalis Borge	+	+	—	=	—
A. minima Tschernov	—	—	+	=	—
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs	+	—	—	к	*β*
OSCILLATORIALES					
Lyngbya spp.	+	—	—	=	—
Oscillatoria spp.	+	—	—	=	—
CHRYSOPHYTA					
OCHROMONADALES					
Dinobryon sp.	—	+	—	=	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксоны	Фитоперифитон		Фитопланктон	Распространение	Сапробность
	эпилитон	эпифитон			
1	2	3	4	5	6
BACILLARIOPHYTA					
THALASSIOSIRALES					
Cyclotella meneghiniana Kütz.	+	+	+	к	*α—β*
C. radiosa (Grun.) Lemm.	+	+	+	к	*о*
Cyclotella sp.	+	+	+	=	—
Stephanodiscus sp.	+	+	+	=	—
MELOSIRALES					
Aulacosira granulata (Ehr.) Sim.	+	+	+	к	*β—α*
A. islandica (O. Müll.) Sim.	+	+	+	с-а	*β—о*
A. italica (Ehr.) Sim.	—	+	+	к	*о—β*
Melosira varians Ag.	+	—	+	к	*β*
RHIZOSOLENIALES					
Rhizosolenia longiseta Zach.	+	—	—	=	*о*
ARAPHALES					
Diatoma elongatum (Lyngb.) Ag.	+	+	+	=	*β—о*
D. vulgare Bory var. *vulgare*	+	+	+	к	*β*
D. vulgare var. *ovale* (Fricke) Hust.	+	+	+	к	—
D. vulgare var. *productum* Grun.	+	+	+	б	*β*
Fragilaria capucina Desm. var. *capucina*	+	+	+	к	*о—β*
F. capucina var. *mesolepta* Rabenh.	+	+	+	к	—
F. construens (Ehr.)	+	—	—	к	*о—β*
F. crotonensis Kitt.	+	—	+	б	*о—β*
F. leptostauron (Ehr.) Hust.	+	—	+	б	—
F. pinnata var. *intercedens* Grun.	+	+	—	б	*о*
Meridion circulare (Grev.) Ag. var. *circulare*	+	—	—	к	*χ—о*
M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.	+	+	—	б	*о—β*
Synedra acus Kütz.	+	—	+	=	—
S. capitata Ehr.	+	—	—	к	*β*
S. ulna (Nitzsch.) Ehr.	+	+	+	к	*β*
RAPHALES				=	—
Achnanthes affinis Grun.	+	+	+	б	—
A. exigua Grun.	+	—	—	к	—
A. lanceolata (Bréb.) Grun. var. *lanceolata*	+	+	+	к	*χ*
A. lanceolata var. *elliptica* Cl.	+	+	+	с-а	—
A. microcephala (Kütz.) Grun.	+	—	—	к	—
A. minutissima Kütz. var. *minutissima*	+	+	+	к	*о—β*
A. minutissima var. *cryptocephala* Grun.	+	+	+	к	—
Amphora libyca Ehr.	+	+	—	к	—
A. ovalis (Kütz.) Kütz.	+	+	+	к	*о—β*
Cocconeis pediculus Ehr.	+	+	+	к	*β—о*
C. placentula Ehr. var. *placentula*	+	+	+	б	*о*
C. placentula var. *lineata* (Ehr.) Cl.	+	+	+	к	—
Cymatopleura elliptica (Bréb.) W. Sm. var. *elliptica*	—	+	+	б	*β*
C. elliptica var. *constricta* Grun.	+	—	—	=	—
C. solea (Bréb.) W. Sm.	+	—	+	б	*β*
Cymbella cistula (Ehr.) Kirchner	+	+	+	б	*о*

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксоны	Фитоперифитон		Фитопланктон	Распространение	Сапробность
	эпилитон	эпифитон			
1	2	3	4	5	6
C. lanceolata (Ehr.) V. H.	+	+	+	к	*β—o*
C. tumida (Bréb.) V. H.	+	+	+	б	*β*
C. tumidula Grun.	+	+	+	к	—
C. turgida (Greg.) Cl.	+	+	+	б	—
C. ventricosa Kütz.	+	+	+	к	*β*
C. prostrata (Berk.) Cl.	+	+	—	к	*β*
Diploneis ovalis (Hilse) Cl.	+	+	—	б	*β*
Epithemia turgida (Ehr.) Kütz.	+	+	—	б	*β*
E. zebra (Ehr.) Kütz.	+	—	—	к	*o—β*
Epithemia sp.	+	—	—	=	—
Eunotia exigua (Bréb.) Rabenh.	+	—	—	к	—
E. sudetica O. Müll.	+	+	—	с-а	—
E. veneris (Kütz.) O. Müll.	+	+	—	с-а	—
Gomphonema acuminatum Ehr.	+	+	+	б	*β*
G. angustatum (Kütz.) Rabenh.	+	+	—	б	*o*
G. intricatum Kütz.	—	—	+	=	*o*
G. olivaceum (Lyngb.) Kütz.	+	+	+	б	*β*
G. parvulum (Kütz.) Grun.	+	—	—	б	*β*
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabenh.	+	+	—	б	*β*
G. attenuatum (Kütz.) Rabenh.	+	+	+	б	*β*
G. scalproides (Rabenh.) Cl.	+	+	+	к	—
Navicula binodis Ehr.	+	—	—	=	—
N. capitata Ehr.	+	+	+	б	*β*
N. clementis Grun.	+	—	—	б	—
N. cryptocephala Kütz.	+	+	+	к	*α*
N. hungarica Grun.	+	+	+	=	—
N. peregrina (Ehr.) Kütz.	+	+	—	к	—
N. phyllepta Kütz.	+	+	—	к	—
N. radiosa Kütz.	+	+	+	б	*o—β*
N. rhynchocephala Kütz.	+	+	+	б	*o—β*
N. salinarium Grun.	+	—	—	=	—
N. tuscula (Ehr.) Grun. f. *tuscula*	+	—	—	б	*o—β*
N. tuscula f. *minor* Hust.	—	+	—	=	—
N. viridula (Kütz.) Ehr.	+	+	+	к	*α*
Nitzschia acicularis W. Sm.	+	+	+	к	*β—α*
N. amphibia Grun.	+	+	+	б	—
N. dissipata (Kütz.) Grun.	+	—	—	=	*o—β*
N. gracilis Hantzsch	+	+	+	б	*β—o*
N. intermedia Hantzsch	+	—	—	=	—
N. palea (Kütz.) W. Sm.	+	+	+	б	*α*
N. paleacea (Grun.) Grun.	—	—	+	б	*α—β*
N. recta Hantzsch	+	+	—	б	*β—α*
N. sigmoidea (Nitzsch.) W. Sm.	+	+	+	к	—
N. sigma (Kütz.) W. Sm.	+	+	+	к	*β*
N. sinuata var. *tabellaria* Grun.	+	+	+	=	—
N. tryblionella Hantzsch	+	—	—	б	*α*
Pinnularia viridis (Nitzsch.) Ehr.	+	—	—	б	*β*
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grum	—	—	+	б	*β*
Stauroneis lauenburgiana Hust.	+	+	—	=	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксоны	Фитоперифитон		Фитопланктон	Распространение	Сапробность
	эпилитон	эпифитон			
1	2	3	4	5	6
Stauroneis smithii Grun.	+	+	—	к	—
Surirella linearis W. Sm.	+	+	—	б	*β*
S. ovata Kütz.	+	+	+	б	*β*
CHLOROPHYTA					
CHLOROCOCCALES					
Actinastrum gracillium G. M. Smith	+	+	+	к	—
A. hantzschii Lagerh.	+	+	—	к	*β*
Ankistrodesmus falcatus (Corda) Ralfs	+	+	+	к	*β*
A. fusiformes Corda	+	—	—	к	*β*
A. gracilis (Reinsch) Korsch.	+	+	—	к	*β*
Characium sp.	+	—	—	=	—
Chlorella vulgaris Beij.	+	+	+	к	*α—β*
Chlorococcum spp.	+	—	+	=	—
Crucigenia fenestrata (Schmidle) Schmidle	—	+	+	к	*β*
C. tetrapedia (Kirchn.) W. et G. S. West.	—	—	+	к	*o—β*
Pediastrum biradiotum Menegh.	+	+	—	к	*β*
P. boryanum (Turp.) Menegh.	+	+	+	к	*β*
P. duplex Meyen	+	—	+	к	*β*
P. simplex Meyen	+	+	+	к	*o—β*
P. tetras (Ehr.) Ralfs	+	+	—	к	*β*
Scenedesmus acuminatus (Lagerh.) Cord.	+	+	+	к	*β*
S. acutus Meyen	+	+	+	к	*β*
S. bijugatus (Turp.) Kütz.	+	—	+	=	—
S. bicaudatus Deduss.	+	+	+	к	*β*
S. denticulata Lagerh.	+	—	—	к	*β*
S. intermedius Chod.	+	+	+	к	—
S. quadricauda (Turp.) Bréb.	+	—	—	к	*β*
Tetraedron caudatum (Corda) Hansg.	—	+	+	к	*β*
T. minimum (A. Br.) Hansg.	+	—	—	к	*β*
ULOTRICHALES					
Ulothrix zonata Kütz.	+	+	+	=	—
OEDOGONIALES					
Oedogonium sp.	+	—	—	=	—
ZYGNEMATALES					
Spirogyra spp.	—	+	+	=	—
Mougeotia spp.	+	+	—	=	—
DESMIDIALES					
Closterium acerosum (Schr.) Ehr.	—	+	+	к	*α*
C. gracile Bréb.	+	+	—	=	—
C. jenneri Ralfs	+	+	+	=	—
C. lunula (O. Müll.) Nitzsch.	+	+	+	=	—
C. parvulum Näg.	+	+	+	к	*β*
C. rostratum Ehr.	+	—	+	к	—
Cosmarium botrytis Menegh.	—	+	—	к	*β—α*
C. cucumis (Corda) Ralfs	+	+	+	=	—
C. granatum Bréb.	+	—	—	к	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксоны	Фитоперифитон		Фитопланктон	Распространение	Сапробность
	эпилитон	эпифитон			
1	2	3	4	5	6
C. margaritiferum Menegh.	—	+	+	к	—
C. reniforme (Ralfs) Arch.	+	—	+	к	*o*
C. undulatum Corda	+	+	+	к	—

Примечание. «+» — вид присутствует, «—» — вид отсутствует; распространение: к — космополит, с-а — северо-альпийский, б — бореальный, = — малоизученный вид; сапробность: χ — ксеносапроб, χ—*o* —ксено-олигосапроб, *o* — олигосапроб, *o*—β — олиго-бета-мезосапроб, β—*o* — бета-олиго-мезосапроб, β — бета-мезосапроб, β—α — бета-альфа-мезосапроб, α—β — альфа-бета-мезосапроб, α — альфа-мезосапроб, «—» — данные по сапробности отсутствуют.

сноводных водорослей СССР» с дополнениями из справочника «Водоросли» (1989). Названия и расположение порядков диатомовых водорослей приведены в соответствии с принятой классификацией (Диатомовые..., 1988). Внутри порядков таксоны располагаются по алфавиту. Эколого-географическая характеристика видов составлена по наиболее разработанным системам, принятым в экологии и биогеографии водорослей (Прошкина-Лавренко, 1953; Sladeček, 1973; Давыдова, 1985; Водоросли, 1989; Баринова и др., 2002).

Статистическую обработку выполняли с помощью программы «Microsoft Excel» (версия 7.0 для Windows 95) и «DIASTA».

Результаты и обсуждение

За период исследований в альгофлоре р. Сылва выявлено 152 вида и внутривидовых таксона водорослей (включая определенные до рода), относящиеся к 51 роду из 34 семейств и 4 отделов (табл. 1, 2). Представленный список, на наш взгляд, не является исчерпывающим, поскольку в эпилитоне горных водотоков восточного склона Полярного Урала только за август 2001 г. было обнаружено 168 видов, разновидностей и форм (Ярушина, 2003).

Основную долю перифитонных водорослей составили диатомовые (*Bacillariophyta*) — 92 таксона рангом ниже рода (табл. 2) (58.2 %). В фитоперифитоне реки преобладают представители семейств *Naviculaceae* (13 видов), *Nitzschiaceae* (12), *Cymbellaceae* (7), *Achnanthaceae* (7), *Fragilariaceae* (6). Альгоценозы формируются в основном за счет широко распространенных представителей родов *Navicula*, *Nitz-*

ТАБЛИЦА 2

Таксономическая структура альгофлоры р. Сылвы

Отделы	Число					Таксоны, идентифицированные до рода
	порядков	семейств	родов	видов	видов и внутривидовых таксонов	
Bacillariophyta	5	16	25	81	92	2
Chlorophyta	5	9	15	40	40	5
Cyanophyta	3	8	10	17	19	4
Chrysophyta	1	1	1	1	1	1
Всего	14	34	51	139	152	12

ТАБЛИЦА 3

Распределение фитоперифитона р. Сылвы по биотопам

Биотопы	Число видов				
	Chrysophyta	*Cyanophyta*	*Chlorophyta*	*Bacillariophyta*	Всего
Каменистый грунт:					
перекаты	—	12	30	79	121
плесы	1	9	20	73	103
Экспериментальный субстрат	—	8	24	65	97
Макрофиты	—	5	17	63	85

schia, *Cymbella*, *Achnanthes*, *Fragilaria*, *Gomphonema*. Диатомовые водоросли представлены бентосными (*Amphora ovalis*, *Gyrosigma acuminatum*, *Navicula cryptocephala*, *N. radiosa*), эпифитными (*Cymbella cistula*, *C. lanceolata*, *Cocconeis placentula*, *C. pediculus*, *Synedra ulna*) и планктонными видами (*Anabaena affinis*, *Merismopedia glauca*, *Pediastrum boryanum*, виды рода *Scenedesmus*). Систематическое разнообразие речного перифитона неодинаково на различных биотопах (табл. 3).

Однако к массовым видам относится (в тот или иной период) не более 20 видов. Среди них не обнаружено центрических форм. Из пеннатных диатомовых к массовым принадлежат *Navicula cryptocephala*, *N. radiosa*, *Cymbella lanceolata*, *C. cistula*. *Nitzschia acicularis*, *Achnanthes lanceolata* и другие, реже в группу доминантов входят *Cocconeis placentula*, *C. pediculus*, *Gyrosigma acuminatum*. Их преобладание свидетельствует о доминировании представителей не планктонных, а эпифитных сообществ.

Диатомовые водоросли в альгоценозах перифитона преобладают в течение всего года, но роль отдельных видов изменяется по сезонам. Являясь постоянным компонентом перифитонных сообществ р. Сылвы, они доминируют по численности и биомассе во всех биотопах реки и представлены в основном типичными обрастателями (51.3 % от числа диатомовых) и бентосными формами (38.2 %).

Зеленые водоросли (*Chlorophyta*) включают 40 видов (в составе перифитона и планктона). По разнообразию и видовому богатству в сообществах перифитона они значительно уступают диатомовым. Наиболее распространенными среди них являются представители родов *Scenedesmus* (7), *Cosmarium* (6), *Closterium* (6), *Pediastrum* (5), доля которых на разных биотопах составляет 76—90 % от числа видов зеленых. Из нитчатых форм обычно присутствуют представители родов *Spirogyra* и *Mougeotia*, реже *Ulothrix* и *Oedogonium*.

Из синезеленых водорослей (*Cyanophyta*) в перифитоне и планктоне р. Сылвы выявлено 19 видов и разновидностей из 10 родов. Обилие синезеленых повсеместно возрастает в конце лета за счет распространения *Merismopedia*, *Gloeocapsa* и *Anabaena*.

Золотистые водоросли (*Chrysophyta*) представлены одним видом *Dinobryon*. который лишь единично обнаружен в эпилитоне каменистых грунтов некоторых плесов.

Участки перекатов р. Сылвы с каменистыми грунтами на глубине до 0.7 м характеризуются сравнительно высокими скоростями течения (0.4—0.6 м/с) и слабым заилением. Фитоперифитон на таких перекатах отличается от других альгоценозов значительным видовым разнообразием, высокими показателями численности и биомассы, что отмечено и для других речных экосистем (Angradi, Kubly, 1993; Комулайнен, 2002). На заиляемых каменистых грунтах плесов на глубине 1—4 м при меньших скоростях течения видовое разнообразие, численность и биомасса фитоперифитона, как правило, сокращаются. Сообщества фитоперифитона на высшей водной растительности и на экспериментальных субстратах на глубине до 1.5 м по всем показателям уступают таковым на каменистых грунтах перекатов и плесов. В альгоценозах, образованных на верхних освещенных листьях макрофитов (5—50 см от поверхности воды), обычно доминирует мелкая диатомовая *Cocconeis placentula* (размер 20 × 60 мкм), а на старых нижних листьях макрофитов затененного яруса (на глубине 100—150 см) — крупная *Cymbella lanceolata* (размер 32 × 250 мкм). С глубиной (от верхних листьев к нижним) биомасса эпифитона (июль 1998 г.) повышается в 11 раз, тогда как численность — в 2 раза. Согласно усредненным данным за летний период 1993—2000 гг., суммарная биомасса фитоперифитона на каменистых грунтах перекатов составила 22.7 г/м^2 (число видов 96—113), плесов — 15.9 г/м^2 (86—101), на экспериментальных субстратах — 10.4 г/м^2 (75—84), на макрофитах — 8.7 г/м^2 (81—96 видов).

Ряд диатомовых водорослей может входить в число массовых только на определенных типах субстратов, находящихся на разных обследованных участках реки. Например, *Cocconeis placentula*, *C. pediculus* и *Navicula radiosa* развиваются преимущественно на макрофитах и их моделях, *Achnanthes lanceolata* и *Gyrosigma acuminatum* — на каменистых грунтах.

Несколько видов приурочено к определенным участкам реки независимо от типа субстрата. Так, представители родов *Cymbella*, *Cymatopleura*, *Epithemia* и *Eunotia* развиваются на макрофитах и каменистых грунтах условно чистых участков реки, удаленных от населенных пунктов: перед реками Сылва, Молебка, Суксун, Кишерть и Кунгур. Здесь альгоценозы характеризуются наибольшим видовым разнообразием, число доминирующих видов колеблется от 8 до 15. Преобладающая часть видов доминантных комплексов (*Achnanthes minutissima*, *Eunotia sudetica*, *Cymbella ventricosa*, *Fragilaria construens*) является обитателями чистых вод (Sladeček, 1973). Из зеленых водорослей на «чистых» участках реки облик перифитона определяют также широко распространенные *Cosmarium botrytis* и *C. granatum*, представители маловидовых родов хлорококковых *Characium* и *Crucigenia*. Из синезеленых водорослей в состав этих летних альгоценозов обычно входят *Anabaena minima*, *Merismopedia glauca*, *Gloeocapsa minuta*, *G. turgida*.

На участках реки ниже указанных населенных пунктов на аналогичных субстратах развиваются преимущественно диатомовые родов *Navicula*, *Gomphonema*, *Nitzschia*. Здесь биомасса водорослей увеличивается, но сокращается видовое разнообразие альгоценозов вследствие выпадения видов родов *Cymbella*, *Achnanthes*, *Eunotia*. По обилию и разнообразию ведущее положение занимают диатомовые *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia palea*, свойственные обрастаниям *Gomphonema parvulum*, *Cocconeis placentula* и *Amphora ovalis*, а также синезеленые *Anabaena affinis*, *Merismopedia punctata*, *Aphanizomenon flos-aquae* и мелкоразмерные зеленые *Scenedesmus bijugatus*, *S. quadricauda*, *Cosmarium botrytis* и *C. undulatum*.

На закономерные изменения в соотношении видов альгоценозов в зависимости от типа заселяемого субстрата и экологических условий обращали внимание многие исследователи (Sladeček, 1973; Девяткин, 1979; Eulin et al., 1993; Гецен и др., 1994; Стенина, 1996). В умеренной зоне в реках небольшой протяженности или в верховьях больших рек летом вместе с бентосно-эпифитными пеннатными диатомовыми обильны планктонные центрические диатомовые и зеленые (хлорококковые, вольвоксовые), а в водохранилищах резко возрастает роль *Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, нехарактерных для рек с естественным гидрологическим режимом (Охапкин, 2002).

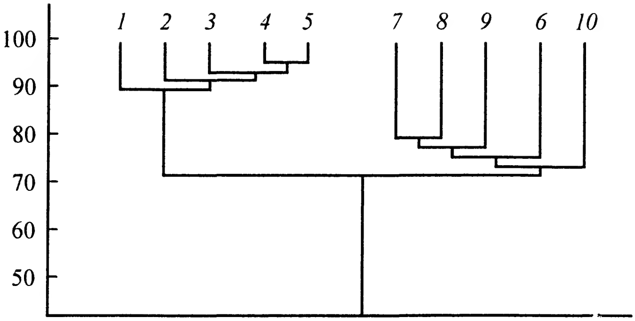


Рис. 2. Дендрограмма сходства альгоценозов р. Сылвы по видовому составу.

Фитоперифитон: *1* — экспериментальный субстрат; *2* — каменистые грунты медиали реки; *3* — макрофиты; *4, 5* — каменистые грунты левого и правого прибрежий соответственно; *6* — каменистые грунты перекатов; фитопланктон: *7* — заросли макрофитов; *8* — стрежень реки; *9, 10* — правое и левое прибрежья соответственно. По оси ординат — значения индекса сходства.

В результате проведенных расчетов по методике последовательного сравнения альгофлор получены данные, которые сведены в матрицу индексов сходства и использованы для построения дендрограммы (Песенко, 1982). Высокие значения индексов сходства видовой структуры свидетельствуют о родстве альгоценозов, особенно ряда перифитонных (рис. 2). Максимальная степень сходства (96 %) отмечена между эпилитоном правого намывного прибрежья, где преобладают гравийно-галечные грунты с примесью песка и значительным заилением, и левого подмывного прибрежья с преобладанием глыб и валунов. Эпифитон имеет наибольшее сходство с эпилитоном перекатов (91 %). Наибольшие отличия от других альгоценозов имеет фитопланктон левого прибрежья (40—70 %). Показательно то, что сообщества фитопланктона вместе с эпилитоном перекатов выделяются в один обособленный кластер, что свидетельствует о фитоперифитоне (каменистых грунтов плесов, макрофитов и их моделей) как специфической экологической группировке.

В эколого-географическом отношении альгофлора перифитона среднего течения р. Сылвы представлена широко распространенными видами, обитающими в пресных водоемах и предпочитающими нейтральные или слабощелочные воды, и видами, выносящими слабую соленость, в частности *Melosira varians*, *Cocconeis placentula*, *Rhizosolenia longiseta*, *Navicula salinarium* (табл. 4). При этом альгоценозы, сформированные на разных типах субстрата, в эколого-географическом аспекте существенных различий не имеют. Горный характер реки подчеркивает наличие бореальных (23.8 %) и северо-альпийских видов (3.3 % от общего числа водорослей). Прослеживаются черты, свойственные северным флорам: набор и высокая доля одновидовых семейств, оставляющих 38 % от их состава, и наличие родов с одним видом.

Число индикаторов органического загрязнения, полученное главным образом за счет β-мезосапробных и о-β-мезосапробных организмов, вполне достаточно (42.4 % от общего числа водорослей), чтобы судить о сапробности разнородных водных масс. На загрязненных участках, однако, особенности гидрохимического режима водотока могут определять иные соотношения видов водорослей по отношению к pH, содержанию растворенных в воде солей, географическому распространению по сравнению с условно чистыми участками реки. На участках ниже населенных пунктов существенно увеличивается доля алкалифильных, галофильных и космополитных водорослей.

ТАБЛИЦА 4

Эколого-географические характеристики альгофлоры р. Сылвы

Характеристики	Число видов (%)*	Характеристики	Число видов (%)*
Местообитание:		Отношение к pH:	
планктонные	45 (29.8)	алкалифилы и алкалибионты	61 (40.4)
перифитонные	40 (26.5)	индифференты	25 (16.6)
бентосные	26 (17.2)	ацидобионты	5 (3.3)
литоральные	10 (6.6)	Галобность:	
Сапробность:		галофилы и мезаголобы	28 (18.5)
χ(χ—o)-сапробы	3 (2.0)	индифференты	73 (48.3)
олигосапробы	9 (6.0)	олигогалобы	9 (6.0)
o—β, (β—o)-мезосапробы	24 (15.9)	Распространение:	
β-мезосапробы	43 (28.5)	космополитные	78 (51.6)
β—α, (α—β)-мезосапробы	7 (4.6)	бореальные	36 (23.8)
α-мезосапробы	4 (2.6)	северо-альпийские	5 (3.3)

Примечание. * Процент видов каждой эколого-географической группы дан от общего числа видов и внутривидовых таксонов водорослей.

Динамика эпилитона р. Сылвы характеризуется ярко выраженной сезонностью. В вегетационный период биомасса водорослей на разных типах субстратов изменяется от 2 до 140 г/м^2, численность — от 50 до 4310 тыс. кл/м^2. Биологической весной (апрель—июнь) образование альгоценозов на каменистых грунтах и макрофитах происходит практически заново. К середине июня создается значительная биомасса фитоперифитона, которая заметно сокращается в летний период (июль—август). Осенью (август—октябрь) биомасса водорослей вновь увеличивается, достигая максимума в октябре. Зимой наблюдается значительное уменьшение средней биомассы перифитона до 0.8—1.6 г/м^2. В конце зимы (март) в пробах присутствует много мелких форм, способных к активному размножению. В сезонной динамике эпифитона также отмечается 2 периода увеличения биомассы (летом и осенью). Однако ее значения несколько ниже, чем в эпилитоне. После отмирания макрофитов (сентябрь—октябрь) альгоценозы на них перестают существовать. При этом видовой состав водорослей перифитона в течение года практически не меняется, но вклад отдельных видов в структуру доминантных комплексов претерпевает существенные изменения.

Сезонные изменения в составе альгоценозов реки в целом характеризуются развитием диатомовых в течение всего года, зеленых — в период открытой воды (апрель—ноябрь), синезеленых — летом (июль—август). Пики биомассы водорослей в июне и октябре совпадают с развитием в основном одного вида — *Synedra ulna*, вклад которого в общую биомассу перифитона на различных субстратах составляет 40—60 % весной и осенью, но лишь 5—10 % в период с июля по сентябрь (рис. 3). В летний период доминируют другие диатомовые: *Amphora ovalis* в эпилитоне, *A. ovalis* и *Cocconeis placentula* в эпифитоне; их вклад в общую биомассу фитоперифитона составляет 30—50 %. Их развитие начинается резким подъемом численности в июле и заканчивается быстрым ее спадом в октябре. Общий вклад видов *Cymbella cistula*, *Diatoma vulgare*, *Gyrosigma attenuatum* и *Navicula cryptocephala* в суммарную биомассу перифитона разнообразных субстратов достигает 40 %. Такая последовательность доминантных видов в сезонной динамике фитоперифитона является характерной особенностью р. Сылва.

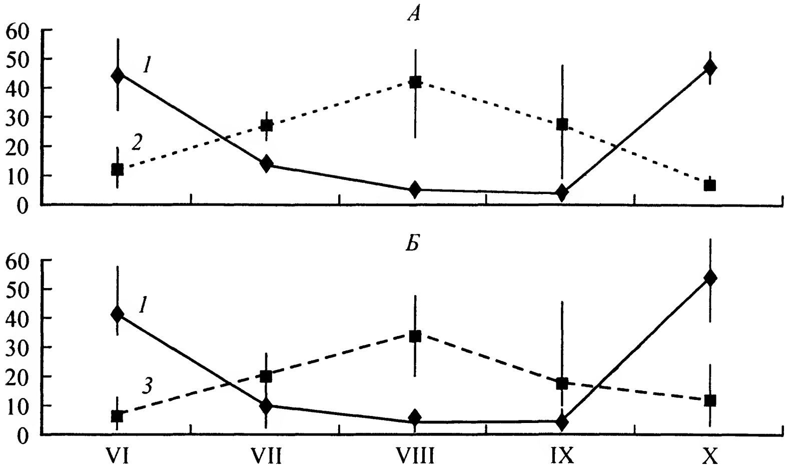


Рис. 3. Сезонная динамика доминирующих видов эпилитона (*А*) и эпифитона (*Б*) р. Сылвы, 1998 г. *1 — Synedra ulna, 2 — Amphora ovalis, 3 — Amphora ovalis + Cocconeis placentula.* По оси ординат — биомасса водорослей (%), по оси абсцисс — месяцы.

Согласно многолетним данным, наблюдается смещение максимумов и минимумов биомассы и численности водорослей в пределах месяца в зависимости от гидрологических условий года. В периоды, благоприятные для развития перифитона, в альгоценозах массовое развитие получают стебельковые диатомовые (*Gomphonema acuminatum*, *G. olivaceum*), мелкие и быстро размножающиеся формы (*Navicula hungarica*, *N. viridula*, *Cymbella cistula*). В периоды депрессии в фитоперифитоне начинают преобладать крупные и медленно растущие формы, плотно прикрепляющиеся к субстрату (*Gyrosigma attenuatum*, *Synedra ulna*, *Cymbella lanceolata*, *Amphora ovalis*).

Различия климатических условий в отдельные годы обусловливают значительные отклонения численности и биомассы перифитона от средних многолетних величин; наибольшие показатели наблюдаются в теплые маловодные годы (рис. 4).

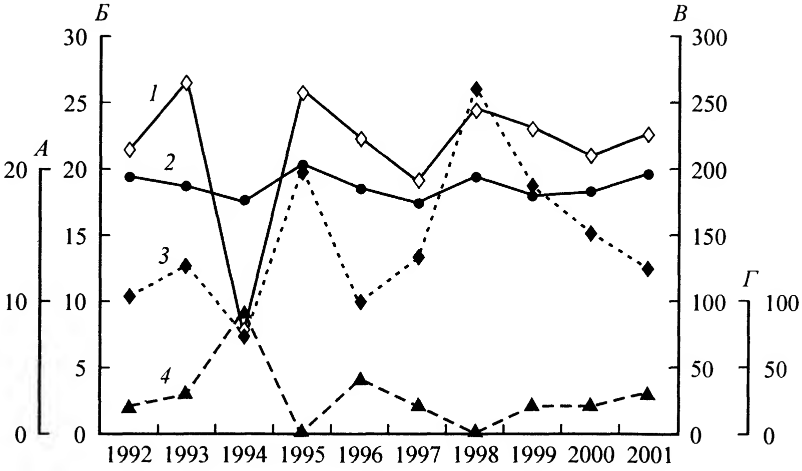


Рис. 4. Многолетняя динамика средних значений за вегетационный сезон биомассы и численности фитоперифитона каменистых грунтов в зависимости от температуры и уровня воды р. Сылвы. *1* — биомасса, *2* — температура воды, *3* — численность, *4* — уровень воды. По осям ординат: *А* — температура воды, °С, *Б* — биомасса, г/м², *В* — численность, тыс. экз./м², *Г* — уровень воды, см; по оси абсцисс — годы.

Статистический анализ материала позволил выявить обратную зависимость между биомассой водорослевых сообществ каменистых грунтов и усредненным за летний период превышением условного нулевого уровня воды (для перекатов $r = -0.92$, для плесов $r = -0.88$). Зарегистрирована статистически значимая корреляция биомассы альгоценозов каменистых грунтов и средней за вегетационный сезон температуры воды (для перекатов $r = 0.80$, для плесов $r = 0.63$). Статистически значимая зависимость выявлена также между водностью сезона и численностью альгоценозов каменистых грунтов (для перекатов $r = -0.71$, для плесов $r = -0.69$). На основании изложенного можно заключить, что естественные изменения температурного и уровневого режимов р. Сылвы оказывают существенное влияние на сезонную и многолетнюю динамику численности, биомассы и структуры альгоценозов перифитона.

Заключение

При изучении альгоценозов перифитона и планктона р. Сылва в 1999—2001 гг. выявлены 152 вида и внутривидовых таксона водорослей (включая водоросли, определенные до рода), относящиеся к 4 отделам, 14 порядкам, 34 семействам и 51 роду: *Bacillariophyta* — 92, *Chlorophyta* — 40, *Cyanophyta* — 19, *Chrysophyta* — 1. Основу флористического списка составляют диатомовые водоросли семейств *Naviculaceae* (13), *Nitzschiaceae* (32), *Cymbellaceae* (7), *Achnanthaceae* (7), *Fragilariaceae* (6).

В эколого-географическом отношении альгофлора перифитона среднего течения реки представлена широко распространенными видами, обитающими в пресных водоемах и предпочитающими нейтральные или слабощелочные воды, и видами, выносящими слабую соленость. Горный характер реки Среднего Урала объясняет наличие бореальных и северо-альпийских видов.

На загрязненных участках реки ниже населенных пунктов биомасса водорослей увеличивается, но сокращается видовое разнообразие альгоценозов за счет выпадения представителей родов *Cymbella*, *Achnanthes*, *Eunotia.* По обилию и разнообразию ведущее положение из диатомовых здесь занимают роды *Navicula* и *Nitzschia*, свойственные обрастаниям виды *Gomphonema*, *Cocconeis* и *Amphora*, а также из синезеленых *Anabaena*, *Merismopedia*, *Aphanizomenon*, из зеленых мелкоразмерные виды *Scenedesmus* и *Cosmarium.*

Характерной особенностью сезонной динамики фитоперифитона р. Сылва является то, что пики биомассы водорослей в июне и октябре совпадают с развитием *Synedra ulna*. Его вклад в общую биомассу перифитона на различных подводных субстратах составляет 40—60 %. В летний период доминируют другие диатомовые: *Amphora ovalis* в эпилитоне, *A. ovalis* и *Cocconeis placentula* в эпифитоне (30—50 %).

В период 1992—2001 гг. различия климатических условий в отдельные годы обусловливали значительные отклонения численности и биомассы перифитона от средних многолетних величин, наибольшие показатели наблюдались в теплые маловодные годы.

Благодарности

Работа выполнена в рамках проекта «Изучение закономерностей роста и развития микроорганизмов в водах разного генезиса», финансируемого УрО РАН

в 2003 г. по приоритетным направлениям фундаментальных исследований (программа президиума РАН: Физико-химическая биология).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С. С., *Медведева Л. А.*, *Анисимова О. В.* Водоросли — индикаторы в оценке качества окружающей среды. WEB: http://www.herba.msu.ru/alge//. 2002.

Водоросли: Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. 608 с.

Гецен М. В., *Стенина А. С.*, *Патова Е. Н.* Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 145 с.

Голлербах М. М., *Косинская Е. К.*, *Полянский В. И.* Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1953. Вып. 2. 652 с.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли-индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л. 1985. 224 с.

Девяткин В. Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 78—108.

Девяткин В. Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 43 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.

Забелина М. М., *Киселев И. А.*, *Прошкина-Лавренко А. И.*, *Шешукова В. С.* Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1954. Вып. 6. 212 с.

Комулайнен С. Ф. Формирование структуры фитоперифитона рек Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 23 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 239 с.

Охапкин А. Г. Сукцессии фитопланктона при эвтрофировании и зарегулировании стока речных экосистем // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 84—92.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс коньюгаты, порядок десмидиевые: *Conjugatophyceae*, *Desmidiales* (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1982. Вып. 11 (2). 624 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сборник. Л., 1953. Вып. 1. С. 186—205.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Основные гидробиологические характеристики. Т. 11. Средний Урал и Предуралье. Л., 1972. Вып. 1. 650 с.

Стенина А. С. Индикация качества вод тундровых озер по диатомовым водорослям перифитона // Биоиндикация состояния природной среды Воркутинской тундры. Сыктывкар, 1996. С. 63—74.

Стенина А. С., *Патова Е. Н.*, *Хохлова Л. Г.* Разнообразие водорослей в водоемах Полярного Урала // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Оренбург, 2001. С. 42—43.

Топачевский А. В., *Масюк Н. П.* Пресноводные водоросли Украинской ССР. Киев, 1984. 333 с.

Ярушина М. И. Фитоперифитон водоемов восточного склона Полярного Урала // Матер. докл. Междунар. симп. «Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований». Тюмень, 2003. С. 63—66.

Angradi T. R., *Kubly D. M.* Regulated rivers: Research // Management. 1993. Vol. 8. N 4. P. 345—358.

Eulin A., *Gruarin C.*, *Laville H.*, *Le Cohu R.* Biological quality assessment of the Garonne River with special reference to chironomid and diatom indices // Ann. Limnol. 1993. Vol. 29. N 3—4. P. 269—279.

Sladeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd 7. H. 7. 218 p.

SUMMARY

The results of algological studies of the Middle Ural foothill stream of the Sylva River for the period of 1992—2001 are presented. The taxonomic composition, quantity and biomass of algocenoses of plankton and periphyton on macrophytes (epiphyton) and stony ground (epilithon) were studied. The list of species of phytoplankton and phytoperiphyton in the Sylva middle course for 1999—2001 is given. 152 species, varieties and forms of algae, belonging to 4 divisions, 14 orders, 34 classes and 51 genera, were revealed: *Bacillariophyta* — 92, *Chlorophyta* — 40, *Cyanophyta* — 19, *Chrysophyta* — 1. Diatoms, belonging to *Naviculaceae* (13), *Nitzschiaceae* (12), *Cymbellaceae* (7), *Achnanthaceae* (7),

Fragilariaceae (6) families form the basis of the floristic list. Ecologically and geographically, the algoflora of periphyton in the Sylva middle course is presented by abundant species inhabiting fresh reservoirs and preferring neutral or alkalescent water, and by species surviving in weak salinity. The mountain origin of the river conditions the presence of boreal and north-alpine species. The algae biomass in contaminated areas of the river downstream to the settlements is elevated, but the species diversity of algocenoses is reduced, and in particular, diatoms of *Cymbella*, *Achnanthes*, *Eunotia* genera are lacking. Diatoms of *Navicula* and *Nitzschia* genera, species of *Gomphonema*, *Cocconeis* and *Amphora*, which are inherent in overgrowing, and *Cyanophyceae* of *Anabaena*, *Merismopedia*, *Aphanizomenon* genera, and fine-sized species of *Chlorophyceae*: *Scenedesmus* and *Cosmarium* — dominate there in abundance and diversity. A typical feature for seasonal dynamics in the periphyton is that maximum in algae biomass in June and October agrees in general with the distribution of one species, *Synedra ulna*, when its contribution to total periphyton biomass on different substrates is 40—60 %, and only 5—10 % within July→September period. Other types of diatoms prevail in summer period: *Amphora ovalis* in epilithon, *A. ovalis* and *Cocconeis placentula* in epiphyton. Differences in climatic conditions in different years lead to a considerable deviation in periphyton quantity and biomass from average long-term values, the highest values are observed in warm and low-water periods.

УДК 630*181.65 + 631.524.824/830 + 582.475.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© С. Н. Велисевич, Е. А. Петрова

ЗАВИСИМОСТЬ ВОЗРАСТА ВСТУПЛЕНИЯ В РЕПРОДУКТИВНУЮ ФАЗУ ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ РОСТА *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

S. N. VELISEVICH, E. A. PETROVA. RELATION OF THE AGE OF COMING INTO SEXUAL REPRODUCTION TO THE GROWTH DYNAMICS OF *PINUS SIBIRICA* (*PINACEAE*)

Филиал Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
634021 Томск, пр. Академический, 2
Факс (382-2)258855
E-mail: velis@forest.tsc.ru

Поступила 19.08.2003

На примере 39-летней искусственной популяции сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) рассмотрена динамика роста деревьев как фактора их перехода к половой репродукции. Установлена отрицательная зависимость между возрастом заложения первых генеративных органов и уровнем вегетативного развития деревьев, который оценивался по сумме побегов в кроне, высоте, диаметру ствола и площади его поперечного сечения. Чем интенсивней радиальный рост ствола на протяжении первых 2-3 десятилетий развития, тем раньше дерево вступает в репродукцию. Прирост в высоту практически не влияет на ход полового созревания деревьев.

Ключевые слова: половая репродукция, возраст, динамика роста, *Pinus sibirica*.

Проблема перехода растений от вегетативного развития к генеративному является одной из важнейших для разработки теории онтогенеза. Анализ многочисленных опытов по искусственному вмешательству в ход развития показал, что наличие прегенеративного этапа — неотъемлемая часть эволюционной стратегии растений. Заложению первых генеративных органов обязательно предшествует период вегетативного роста, который сложно сократить даже в оптимальных для цветения условиях. Он регулируется различными физиологическими системами. На примере монокарпических растений показано, что ювенильное состояние связано с недостаточной фотосинтетической способностью или другими метаболическими ограничениями в листьях (Бернье и др., 1985), неспособностью ювенильных меристем реагировать на действие стимула цветения, образующегося в листьях (Robinson, Wareing, 1969), специфическим гормональным статусом молодых растений (Чайлахян, 1988) и т. д. Восприимчивость к индуцирующему влиянию наступает лишь после достижения растением внутренней готовности, определенной как «цветочноспелое состояние».

Спецификой репродуктивной стратегии древесных растений является весьма продолжительный прегенеративный период онтогенеза (вегетативного роста до заложения первых генеративных органов согласно классификации жизненного цикла многолетних древесных растений по П. Г. Шитту (1952)).

Ботанические исследования, которые развивались в связи с потребностями лесного хозяйства, рассматривают скорость роста в качестве одного из основных факторов перехода деревьев к половой репродукции. У хвойных стабильное семеношение начинается после выхода деревьев в первый ярус сообщества, а особенностью таежных кедровников является длительное (более 70 лет) развитие под пологом леса. Однако сведения о динамике роста в этот период и ее влиянии на возраст начала половой репродукции весьма ограничены. Известно лишь, что заложение первых генеративных органов у хвойных происходит во время максимального прироста дерева в высоту (Некрасова, Рябинков, 1978; Шкутко, 1986). У сосны кедровой это сопряжено с достижением определенных размеров ствола, затем с торможением роста и установлением его интенсивности в оптимальном диапазоне (Воробьев. 1981). Однако анализ связи скорости вегетативного развития деревьев с возрастом начала семеношения в этих исследованиях оставался в стороне.

Собственные многолетние наблюдения за ростом и вступлением в репродуктивную фазу онтогенеза искусственных насаждений сосны кедровой показали, что деревья, одинаковые по возрасту и высоте ствола, могут существенно различаться по срокам начала генеративного развития (Велисевич и др., 2001). Поэтому целью данной работы было изучение дифференциации по возрасту вступления в половую репродукцию сосны кедровой сибирской в связи с динамикой ее роста.

Материал и методика

Оптимальным объектом для решения поставленной задачи являются искусственные фитоценозы (лесные культуры). Их преимущество перед естественными насаждениями обусловлено выровненностью по возрасту и размерам посадочного материала, относительно равномерным размещением деревьев на лесокультурной площади, что позволяет создать примерно одинаковые условия произрастания с первых лет жизни.

В производственных культурах сосны кедровой сибирской (южная подзона тайги Западной Сибири), наблюдения за которыми ведутся более 15 лет, на участке с шириной междурядий 3 м, исходным расстоянием в рядах 70 см была заложена пробная площадь, содержащая 108 деревьев. Их возраст — 39 лет, средняя высота — 11.0 м, диаметр ствола — 18.7 см. К 2002 г. 57 % деревьев пробной площади вступили в репродуктивную фазу онтогенеза.

С помощью метода ретроспективного изучения органогенеза побегов ход развития каждого дерева был восстановлен по следам на коре от опавших органов-брахибластов, ауксибластов, женских и мужских стробилов (Воробьев и др., 1989). Для сравнительной характеристики вегетативного и генеративного развития были подсчитаны бесполые, женские и мужские побеги 2002 г.

С целью реконструкции радиального роста ствола были взяты керны на высоте около 40 см от корневой шейки. Ширина годичного кольца древесины измерялась

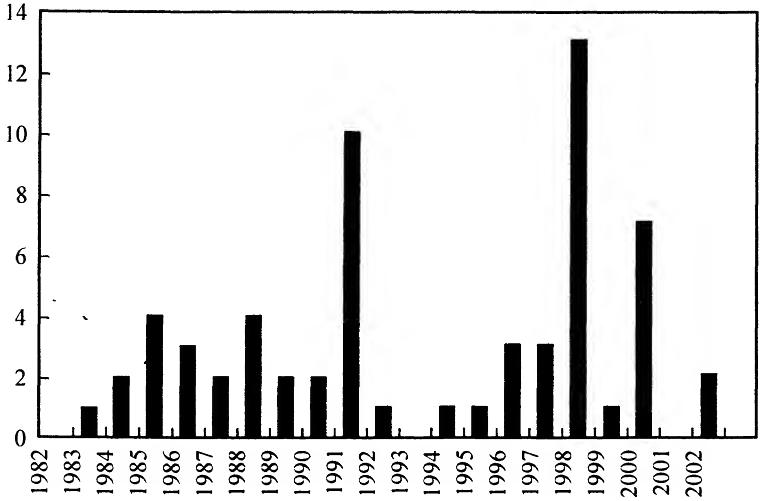


Рис. 1. Динамика вступления в репродукцию модельных деревьев сосны кедровой сибирской.
По оси абсцисс — год заложения первых генеративных органов, по оси ординат — количество деревьев, вступивших в репродукцию.

с помощью совмещенного с компьютером измерительного комплекса LINTAB. В работе также использовали пересчетный показатель — площадь поперечного сечения годичного кольца ксилемы, который более адекватно отражает физиологическое состояние исследуемых деревьев, поскольку количественно характеризует возможность ксилемного транспорта между подземной и надземной частями дерева. Данный показатель рассчитывали по формуле: $S = \pi(r_1^2 - r_2^2)$, где r_1 — большой, r_2 — малый радиусы кольца, а разница между r_1 и r_2 равна величине площади годичного прироста ксилемы.

Анализ динамики вступления в половую репродукцию (рис. 1) показал, что деревья, потенциально готовые к формированию репродуктивных структур, отреагировали на оптимальные погодные условия 1991 г. массовым заложением женских и (или) мужских стробилов. Деревья, которые в силу своих внутренних возможностей начали семеношение до 1991 г. в период с 1983 по 1990 г., мы отнесли в 1-ю группу (раннее начал семеношения). Второй пик массового вступления в половую репродукцию отмечался в 1998 г., поэтому деревья, у которых первые генеративные органы заложились в 1991—1997 гг., мы определили во 2-ю (средний срок начала семеношения), а в 1998—2002 гг. — в 3-ю группу (позднее начало семеношения). В 4-ю группу вошли деревья, которые до настоящего момента сохранили вегетативную направленность морфогенеза.

Результаты и обсуждение

Согласно данным дисперсионного анализа (табл. 1), увеличение возраста перехода к заложению первых репродуктивных органов связано с пониженным уровнем вегетативного развития деревьев, который мы оценивали по высоте, диаметру и площади поперечного сечения ствола, а также количеству побегов различных половых типов. На момент обследования деревья 1—2-й групп по всем проведенным показателям превосходили деревья 3-й группы, а «вегетативные» деревья 4-й группы, наоборот, существенно им уступали. Эта зависимость подтверждается коэффи-

ТАБЛИЦА 1

Данные дисперсионного анализа (Kruskal-Wallis) вегетативного и генеративного развития деревьев, различающихся возрастом вступления в репродукцию

Признак	Среднее по выборке	F-критерий	Уровень значимости	Группы деревьев по возрасту вступления в репродукцию			
				1	2	3	4
				1983—1990 гг.	1991—1997 гг.	1998—2002 гг.	вегетативные
Высота дерева, м	11.0	16.20	0.000	12.24	11.56	11.10	9.87
Диаметр ствола, см	18.70	50.01	0.000	24.58	22.82	18.28	13.75
Площадь поперечного сечения ствола, мм^2	296.20	34.82	0.000	482.1	412.3	259.5	158.1
Количество мужских побегов, шт.	724.1	10.65	0.000	1016.9	1125.7	309.6	—
Количество женских побегов, шт.	8.83	4.78	0.013	12.8	10.5	4.3	—
Количество вегетативных побегов, шт.	1379.1	5.70	0.002	1821.5	1551.5	1479.2	935.3
Сумма побегов в кроне, шт.	1849.4	19.11	0.000	2851.1	2687.6	1745.7	935.3

ТАБЛИЦА 2

Связь возраста вступления в репродукцию со среднемноголетней скоростью роста ствола

Коррелируемые признаки	Среднемноголетняя скорость роста											
	Высота ствола				Диаметр ствола				Площадь поперечного сечения ствола			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Возраст вступления в репродукцию	0.279	0.093	−0.103	−0.577*	−0.604*	−0.502*	−0.570*	−0.133	−0.884**	−0.899**	−0.694*	−0.262

Примечание. I — 1963—1982 гг., II — 1983—1990 гг., III — 1991—1997 гг., IV — 1998—2002 гг.; * — $P < 0.01$; ** — $P < 0.001$.

циентами корреляций Спирмэна: чем больше возраст первой репродукции, тем меньше диаметр ($r = -0.704$, $P < 0.05$), площадь поперечного сечения ствола ($r = -0.842$, $P < 0.05$) и число побегов в кроне ($r = -0.574$, $P < 0.05$). Отсутствие достоверных различий между деревьями 1—3-й групп по высоте показывают, что этот признак гораздо меньше связан с возрастом их вступления в генеративную фазу онтогенеза ($r = -0.251$).

Изучение изменчивости темпов линейного роста ствола на протяжении отдельных периодов (рис. 2) показало, что деревья всех групп имели схожие тенденции развития, но различный темп роста. «Вегетативные» деревья 4-й группы отличались слабыми приростами даже в период кульминации — перехода основной массы модельных деревьев к репродукции. Деревья 3-й группы отличались повышенными, а 1-й и 2-й — очень высокими темпами роста в высоту. Их ежегодный прирост при переходе к генеративному развитию достигал максимального значения — 42—44 см/год.

По динамике радиального роста деревья 3-й группы имели тенденцию к постепенному, а деревья 4-й группы — к резкому снижению величины ежегодного прироста. Деревья с ранними сроками начала семеношения в период вступления в репродукцию характеризовались высоким уровнем радиального роста (более 4 мм/год).

Особенно резкие различия между деревьями 4 групп обнаружились при анализе прироста площади кольца ксилемы. «Вегетативные» деревья имели очень низкий уровень роста и тенденцию к его сокращению в последнем периоде. Аналогичные изменения, но при более высоких значениях отмечались у деревьев 3-й группы. Рано вступившие в репродукцию деревья 1-й и 2-й групп при относительно низких показателях роста в начале развития характеризовались устойчивой тенденцией к его увеличению. Некоторое сокращение линейного и особенно радиального роста ствола в течение последнего периода наблюдений можно объяснить усилением конкурентных взаимоотношений.

Влияние интенсивности радиального роста ствола в начале развития (I—III периоды) на длительность прегенеративного этапа онтогенеза модельных деревьев подтверждается результатами корреляционного анализа (табл. 2). Чем быстрее дерево растет в толщину (диаметр и площадь поперечного сечения), тем раньше происходит его переход к половой репродукции. Наоборот, скорость роста ствола в высоту на протяжении I—III периодов развития практически не влияла на возраст начала семеношения. Наличие достоверной отрицательной связи в последние годы, по-видимому, объясняется нарастающей конкуренцией за свет, в которой более успешными оказались деревья уже вступившие в репродукцию.

В настоящей работе мы попытались выяснить: существует ли «критический размер» ствола, по достижении которого происходит заложение первых генеративных органов у сосны кедровой?

В ряде исследований перехода растений к цветению и плодоношению было показано, что мерой длительности ювенильного периода у травянистых растений может быть минимальное число узлов до первого цветка, образуемых апикальной меристемой побега — так называемый, «критический размер» (Бернье и др., 1985). Т. е. для перехода к заложению генеративных органов растению необходимо накопить определенный объем фитомассы, который обеспечит нормальное протекание процессов, связанных с формированием урожая. Значительно сложнее определить этот размер у многолетних древесных растений, особенно хвойных, так как их крона состоит из многочисленных ветвей, на которых одновременно функционируют 5—7-летние побеги. Кроме того, традиционные методы подсчета фитомассы пред-

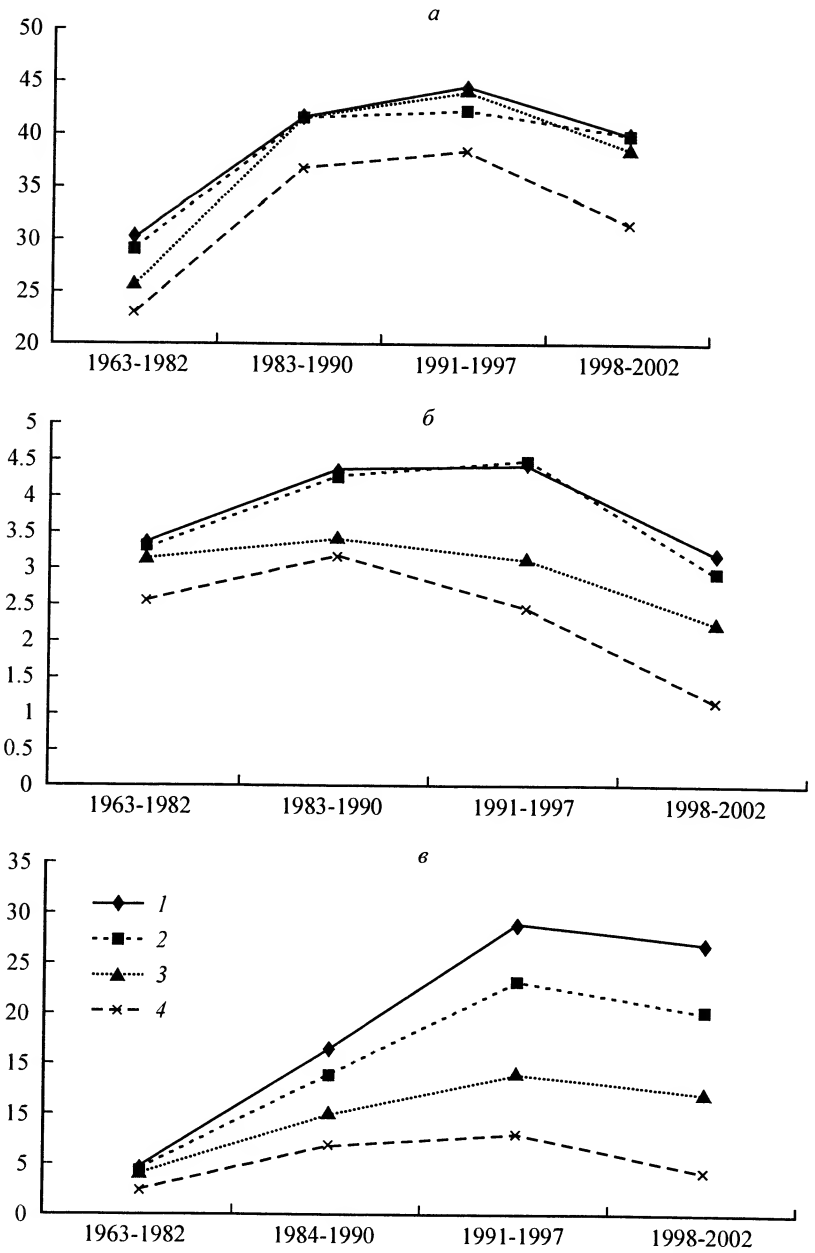


Рис. 2. Среднемноголетняя скорость роста ствола у деревьев сосны кедровой сибирской с ранним (*1*), средним (*2*), поздним (*3*) вступлением в репродукцию и вегетативных деревьев (*4*).

По оси абсцисс — периоды развития деревьев, годы; по оси ординат: *а* — прирост ствола в высоту (см/год), *б* — прирост ствола по диаметру (мм/год), *в* — прирост ствола по площади поперечного сечения (мм^2/год).

полагают рубку модельных деревьев и взвешивание хвои всех фракций ветвей и ствола. Учитывая, однако, что размер ствола положительно скоррелирован с числом побегов кроны (с высотой — $r = 0.333$; диаметром — $r = 0.727$*, площадью поперечного сечения — $r = 0.801$*; * — достоверно при $P < 0.05$), его можно рассматривать как интегральный признак, характеризующий степень развития кроны.

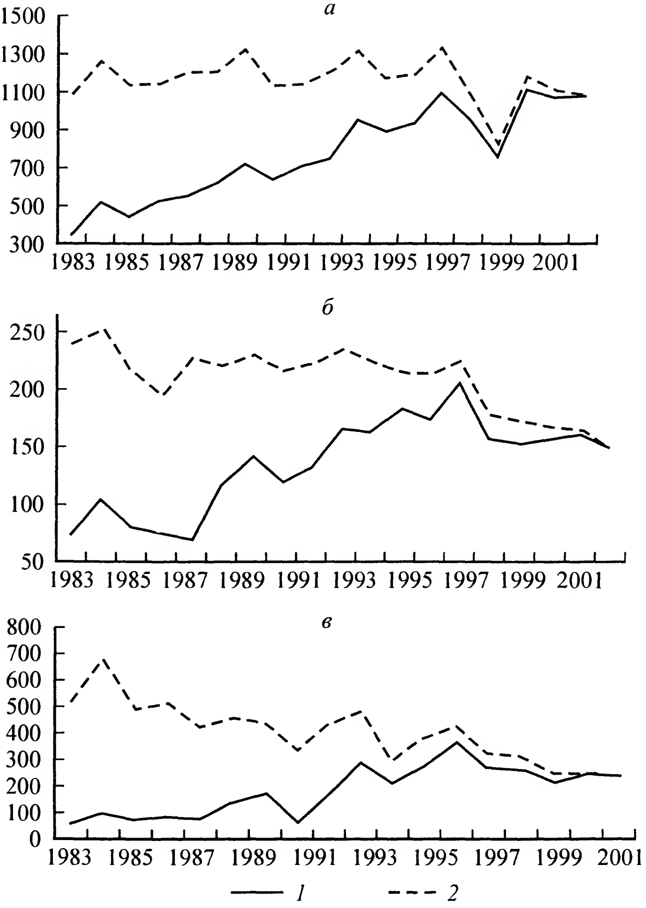


Рис. 3. Размер ствола сосны кедровой сибирской в год вступления в репродукцию (*1*) и на момент исследования (*2*).

По оси абсцисс — годы вступления в репродукцию; по оси ординат: *а* — высота ствола (см), *б* — диаметр ствола (мм), *в* — площадь поперечного сечения ствола (мм^2).

Анализ показывает, что деревья с ранним началом генеративного развития вступили в пору семеношения при значительно меньших размерах ствола, нежели деревья с более поздним началом (рис. 3). Это свидетельствует в пользу отсутствия фиксированной величины, необходимой для вступления в репродукцию. Однако наличие тенденции к стабилизации размера ствола в период с 1992 по 2002 гг. говорит о том, что на уровне популяции вполне вероятно существование определенного, оптимального для конкретных условий обитания, размера ствола деревьев, при достижении которого происходит массовое вступление в репродукцию.

Приведенные данные показывают, что чем быстрее дерево растет, тем раньше у него появляются первые генеративные органы. Но каким образом скорость роста может влиять на возраст начала половой репродукции?

У многих видов травянистых растений существуют устойчивые формы, которые цветут немного раньше и требуют меньше индуктивных циклов. Изучение этих форм позволило сделать заключение о том, что скороспелость, а значит и продолжительность ювенильной фазы — наследуемый признак. Выводы о генотипической природе длительности ювенильного этапа онтогенеза были подтверждены также при изучении древесных растений (Zimmerman, 1972, и др.). На сегодняшний день известно, что возрастные количественные сдвиги в метаболизме приводят к активации инертных генов, синтезу специфических РНК и качественно новых репродуктивных белков (Бернье и др., 1985), однако механизм этого явления до конца не изучен.

Некоторую ясность в этот вопрос вносят недавние исследования Ю. П. Алтухова (1998). На основе генетического анализа более чем 100 зоологических и ботанических видов автором была установлена универсальная зависимость скорости роста, полового созревания и многолокусной аллозимной гетерозиготности. Как выяснилось, скороплодные особи максимально гетерозиготны по изоферментным локусам. Чем бóльшая доля «гетерозисных» генов вовлечена в процессы роста и полового созревания, тем значительней энергетические затраты организма в прегенеративный период онтогенеза и тем раньше наступает половозрелость. Установлено также, что переход к половой репродукции у скороплодных особей наступает при меньших линейных размерах тела.

Рассматривая с этой точки зрения наши модельные деревья и исходя из предположения, что на начальных этапах развития их рост протекал в одинаковых почвенно-ценотических условиях при полном отсутствии конкуренции, обнаруженные различия в сроках начала половой репродукции могут быть объяснены особенностями метаболических процессов, которые, в свою очередь, определяются генетическим статусом каждого дерева. Вполне вероятно, что раннее начало семеношения у деревьев 1-й группы является результатом повышенного уровня их гетерозиготности. Максимальные энергетические затраты на линейный и радиальный рост ствола у «скороплодных» деревьев происходили именно в первые десятилетия из развития. Наоборот, пониженную ростовую активность вегетативных деревьев 4-й группы можно объяснить большей гомозиготностью, а среднюю скорость роста деревьев 2-й и 3-й групп — средним уровнем гетерозиготности.

Таким образом, скорость роста ствола можно рассматривать как один из факторов генеративного развития деревьев. Его высокие темпы на ранних этапах развития обеспечивают возможность сокращения прегенеративного периода онтогенеза и раннее вступление в половую репродукцию.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-48454).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю. П. Аллозимная гетерозиготность, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Генетика. 1998. Т. 34. № 7. С. 908—919.

Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. М. Физиология цветения // Факторы цветения. М., 1985. Т. 1. 192 с.

Велисевич С. Н., Иванова Ю. В., Воробьев В. Н. Влияние темпов роста ствола на возраст начала половой репродукции у кедра сибирского (*Pinus sibirica*). Томск. 2001. 12 с. Деп. в ВИНИТИ 20.07.01. № 1734—В2001.

Воробьев В. Н. Рост и начало генеративной фазы у кедра сибирского // Интродукция древесных растений и вопросы семеноводства в лесном хозяйстве. Новосибирск, 1981. С. 179—181.

Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С. Н. Рост и пол кедра сибирского. Новосибирск. 1989. 167 с.

Некрасова Т. П., Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск, 1987. 150 с.

Чайлахян М. Х. Регуляция цветения высших растений. М., 1988. 560 с.

Шитт П. Г. Биологические основы агротехники плодоводства. М., 1952. 379 с.

Шкутко М. В. Узрост цвiцення i насенянносцi хвойних экзотау // Весцi АН БССР. Сер. бiял. н. 1986. № 3. С. 3—5.

Robinson L. W., Wareing P. F. Experiments on the juvenile-adult phase change in some woody species // New Phytol. 1969. Vol. 68. P. 67—78.

Zimmerman R. H. Juvenility and flowering in woody plants: a review // Hortscience. 1972. Vol. 7. N 5. P. 447—455.

SUMMARY

Growth dynamics of 39-year homogeneous population of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) was considered as a factor of coming into sexual reproduction. Negative correlation was established between age of generative organs initiation and level vegetative development, the latter being estimated by number of shoots, height, trunk diameter and transverse section area. The more intensive is radial growth rate of tree stem during first 2—3 decades of its development, the earlier sexual reproduction begins. Height growth rate of trees was almost not affected their sexual maturing course.

УДК 581.46 : 582.734.4

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© В. Н. Годин

МОРФОЛОГИЯ ЦВЕТКОВ *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) В СВЯЗИ С ПОЛОВОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ

V. N. GODIN. FLOWER MORPHOLOGY OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) IN THE CONTEXT OF SEX DIFFERENTIATION

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832)30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su

Поступила 20.02.2003
Окончательный вариант получен 06.10.2003

Изучена морфология 850 цветков *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, собранных в естественных условиях Горного Алтая. Уточнены морфологические описания мужских, женских и обоеполых цветков и показаны различия в размерах частей цветков разных половых типов. Установлено, что в ряду от обоеполых к мужским и женским цветкам происходит закономерное уменьшение размеров околоцветника и его частей. Тычинки женских цветков превратились в стаминодии; в мужских цветках полностью отсутствует гинецей. Женские цветки имеют более выраженную рыльцевую поверхность и стилодии их длиннее, чем у обоеполых.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, морфология цветка, пол.

Начиная с работ Ч. Дарвина (1948) в литературе неоднократно обсуждаются вопросы о различиях цветков разных половых типов по размерам, нектаропродуктивности и количестве образуемых семян (Baker, 1948; Bawa, Opler, 1975; Lloyd, Webb, 1977; Демьянова, 1990, и др.). Лучше всего эти вопросы изучены у диэцичных и гинодиэцичных видов. Еще Дарвиным (1948) было установлено, что у одних видов (*Thymus* и *Echium*) пестики женских цветков обычно короче, чем у обоеполых, рыльца же шире. У других видов (*Satureja*) соотношение обратное: пестик женских цветков длиннее, чем у гермафродитных. H. Baker (1948) установил, что у 76 гинодиэцичных и гиномоноэцичных видов размер венчика женских цветков меньше, чему у обоеполых. K. Bawa и P. Opler (1975) обнаружили, что у 14 из 20 диэцичных видов диаметр венчика мужских цветков меньше, чем женских. Как показала Е. И. Демьянова (1990), в семействах *Lamiaceae* и *Caryophyllaceae* обоеполые цветки всегда крупнее женских. Напротив, в семействах *Campanulaceae* и *Scrophulariaceae* половые формы цветков не строго дифференцированы по размеру, и по внешнему виду трудно судить о принадлежности цветков к тому или иному половому типу. Анализ литературных источников показывает, что имеются различия между размерами цветков разных половых типов.

Особый интерес представляют виды, имеющие 3 типа цветков, что позволяет определять структурные и размерные различия между мужскими, женскими и обоеполыми цветками. К таким видам относится *Pentaphylloides fruticosa* (сем. *Rosaceae*) — кустарник, широко распространенный в северном полушарии. Наши исследования показали что, в естественных условиях Горного Алтая у *P. fruticosa* выделяются 3 типа популяций: моноэцичные, диэцичные и триэцичные (Годин, 2002). Моноэцичные популяции состоят из одного типа особей, образующих только обоеполые цветки (гермафродитные растения). Диэцичные популяции представлены 2 половыми формами — мужскими и женскими. Триэцичные популяции образованы 3 половыми формами — мужскими, женскими и обоеполыми растениями, каждому из которых соответствует свой тип цветка. Сведения по морфологии цветка *P. fruticosa* приведены в работе G. Tornblom (1911), который по степени развития андроцея и гинецея выделил 4 типа цветков: 1) мужской цветок — тычинки хорошо развиты, пестики и пучки волосков на цветоложе отсутствуют; 2) не строго выраженный мужской цветок — тычинки хорошо развиты, пестики стерильные в небольшом числе или отсутствуют, цветоложе с пучками волосков; 3) женский цветок — пестики хорошо развиты, тычинки небольшие, стерильные (стаминодии); 4) не строго выраженный женский цветок — пестики хорошо развиты, тычинки большие, но стерильные. При сравнении размеров частей цветков было установлено, что венчик мужских цветков больше венчика женских. Следует подчеркнуть, что Tornblom изучил морфологию цветков только в диэцичных популяциях *P. fruticosa* (острова Балтийского моря). Исследования других авторов показали, что *P. fruticosa* образует цветки 3 типов — мужские, женские и обоеполые (Elkington, Woodel, 1963; Klackenberd, 1983). Однако различия между этими типами цветков не были выявлены. В связи с этим целью данной работы было изучение морфологических особенностей цветков разных половых типов у *P. fruticosa*.

Материал и методика

Материал собирали в 1997—1999 гг. в естественных условиях Горного Алтая. Поскольку любая особь имеет цветки только одного полового типа (Годин, 2002), с каждого растения собирали 5 цветков в средней части побегов в отдельные марлевые мешочки и фиксировали их в растворе Карнуа.

Изучена морфология 850 цветков разных половых типов в 7 популяциях. Размеры частей цветков измеряли под бинокуляром МБС-1. Производили измерения следующих частей цветка: диаметр чашечки; длина и ширина наружного чашелистика; длина и ширина внутреннего чашелистика; диаметр венчика; длина и ширина лепестка; длина и ширина пыльника; длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга; длина стилодия; диаметр рыльца; длина и ширина завязи. Подсчитывали число наружных и внутренних чашелистиков, лепестков, тычинок (стаминодиев в женских цветках), пестиков. В каждом цветке все метрические признаки определялись в 5 повторных измерениях. Данные по мужским, женским и обоеполым цветкам разных популяций объединяли для обобщенной характеристики половых типов цветков. Все данные были обработаны методами вариационной статистики (Зайцев, 1984; Шмидт, 1992). Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования признака (min—max), среднее значение (*M*), его ошибку (*m*). Сравнение средних арифметических проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента. Полученные экспериментально значения критерия Стьюдента сравнивали со стандартным при $P = 95$ %. Результаты вычислений представлены в таблице.

Морфология цветков описана согласно «Атласу по описательной морфологии высших растений» (Федоров, Артюшенко, 1975) с уточнениями Н. В. Первухиной (1979).

Результаты исследования

По степени половой дифференциации у *P. fruticosa* в естественных условиях Горного Алтая выделено 3 типа цветков — обоеполые, женские и мужские. В диэцичных популяциях наблюдается преобладание женских особей над мужскими, а в триэцичных популяциях — женских или обоеполых особей.

Обоеполые цветки. Цветки симметричные, актиноморфные, как правило пентамерные (редко 4- или 6-мерные). Части околоцветника и андроцея располагаются циклически, а плодолистики — ациклически, по спирали. Число кругов может изменяться от 5 до 8 за счет появления новых кругов лепестков или изменения числа кругов в андроцее.

Околоцветник двойной. Цветоложе полушаровидное. Основания чашелистиков, лепестков и тычинок, срастаясь с цветоложем, образуют гипантий блюдцевидной формы. Чашечка подпестичная, раздельнолистная, диаметром от 11.0 до 24.2 мм. Для чашечки характерен обычный тип створчатого почкосложения (классификация по: Первухина, 1979). После отцветания чашечка засыхает, но остается при созревающем плоде. Число чашелистиков наружной и внутренней чашечки обычно равно 5, но иногда встречаются цветки с 4 или 6 чашелистиками в круге. Чашелистики рассеянно или густо опушенные, волоски прижатые, беловатые, особенно обильны по жилкам и краям на нижней поверхности. Наружные чашелистики линейно-ланцетные, плоские или с загнутыми краями, цельнокрайные, иногда на концах неправильно 2-надрезанные, 2.1—11.5 мм дл. и 0.8—4.2 мм шир. Внутренние чашелистики яйцевидные, с заостренной верхушкой, цельнокрайные, плоские, 4.0—9.5 мм дл. и 2.8—6.7 мм шир. Наружные и внутренние чашелистики прижаты к венчику.

Венчик раздельнолепестный, правильный, опадающий после отцветания цветка, диаметром от 18.3 до 30.0 мм. Число лепестков обычно равно 5, но встречаются цветки с 4 или 6 лепестками. Иногда образуются «махровые» цветки, для которых характерно наличие двух дополнительных кругов лепестков. Для венчика характерно собственно черепитчатое почкосложение. Лепестки ноготковые, ноготок очень короткий. Лепестки обратнояйцевидные, цельнокрайные, иногда с одной выемкой на верхушке, плоские, по характеру поверхности голые и гладкие, 7.8—14.8 мм дл. и 7.2—14.6 мм шир. Окраска лепестков ярко-желтая, матовая, хорошо заметная насекомым. В раскрывшемся цветке лепестки расположены перпендикулярно по отношению к вертикальной оси цветка. Если лепестки более или менее округлые, то они частично перекрываются, если же яйцевидные, то перекрытия не происходит. Каждая особь имеет исключительно один тип лепестков, но оба типа могут быть обнаружены в одной популяции.

Между венчиком и андроцеем располагаются нектарники дисковидной формы.

Андроцей свободный, полимерный. Тычинки прикреплены основанием тычиночной нити к цветоложу ниже пестиков, отогнуты от вертикальной оси цветка наружу. Число тычинок варьирует от 20 до 35 и зависит от количества кругов, составляющих андроцей. Во внешнем и внутреннем кругах насчитывается по 10 тычинок, внутренний круг может состоять из 5 или 10 тычинок. Тычинки расположены в виде 5-угольной звезды: тычинки наружного круга образуют вершины звезды, а круги внутренних тычинок — ее стороны. Тычинки внешнего круга супротивны лепесткам, а тычинки внутренних кругов — наружным чашелистикам. Тычиночная нить прямая, цилиндрическая, длинная. Поверхность тычиночных нитей голая и гладкая. Тычинки неравны друг другу. Длина тычиночных нитей внутреннего круга колеблется от 2.5 до 4.8 мм, а внешних кругов — от 2.0 до 4.0 мм. Пыльники неподвижные, прямостоячие, яйцевидной формы, 0.92—1.83 мм дл. и 0.73—1.34 мм шир. Связник эллиптической формы, является прямым продолжением тычиночной нити. Поверхность пыльников голая и гладкая. Пыльники 4-гнездные; гнезда сближены попарно в 2 теки. Вскрываются пыльники боковыми щелями по одной в каждом гнезде.

Гинецей апокарпный, многопестиковый. Число стилодиев варьирует от 25 до 95. Стилодии располагаются на цветоложе в виде головки. Пестик простой, образован одним плодолистиком и состоит из завязи и стилодия. Завязь верхняя, одногнездная, с одним семязачатком, яйцевидной формы, 0.36—0.77 мм дл. и 0.25—0.52 мм шир., поверхность завязи густо опушена длинными простыми волосками. Стилодии отходят почти от основания завязи. Стилодии прямостоячие, прямые, голые, 0.87—2.06 мм дл. На верхушке стилодия располагается маленькое, плоское, округлое, с блестящей поверхностью рыльце диаметром от 0.15 до 0.41 мм. После отцветания цветка стилодии увядают и теряют свою первоначальную форму, но остаются на завязях.

Женские цветки. Женские и обоеполые цветки не различаются по строению околоцветника. Различия наблюдаются только в размерах чашечки и венчика. Диаметр чашечки, размеры чашелистиков, диаметр венчика, а также ширина лепестков у женских цветков больше, чем у обоеполых. По длине лепестка оба типа цветков не различаются (см. таблицу).

В строении генеративных органов женских и обоеполых цветков различия наблюдаются только в андроцее. В женских цветках тычинки превратились в стаминодии, что сказалось на размерах всех частей андроцея. Число стаминодиев в женских цветках меньше числа тычинок в обоеполых цветках. Размеры пыльников и тычиночных нитей внутреннего и внешнего кругов в женских цветках меньше, чем в обоеполых.

Структурных различий в строении гинецея обоеполых и женских цветков не обнаружено. Однако наблюдаются различия по числу и размерам женских генеративных органов: число стилодиев в женских цветках больше, чем в обоеполых, а стилодии, рыльца и завязь в женских цветках всегда крупнее, чем в обоеполых (см. таблицу).

Мужские цветки. Структурных различий в строении околоцветника мужских, обоеполых и женских цветков не обнаружено. Различия связаны только с размерами венчика и чашечки (см. таблицу). Диаметр чашечки у мужских цветков меньше чашечки женских, но больше, чем у обоеполых цветков. Длина наружного чашелистика у мужских цветков больше, чем у обоеполых, а различий между мужскими и женскими цветками не наблюдается. Ширина наружного чашелистика у мужских цветков меньше, чем у женских цветков, а различий с обоеполыми цветками по данному признаку не наблюдается. Длина внутреннего чашелистика муж-

Морфологические параметры цветков *Pentaphylloides fruticosa* разных половых типов в условиях Горного Алтая

Признак	Половой тип	Min—Max, мм	$M \pm m$	t
Диаметр чашечки, мм	ж	12.7—24.2	18.48 ± 0.10	**3.1***
	м	14.0—22.3	18.08 ± 0.08	**19.1****
	о	11.0—24.2	15.91 ± 0.09	**18.0*****
Длина наружного чашелистика, мм	ж	3.0—10.4	6.01 ± 0.07	1.511
	м	3.5—9.7	6.14 ± 0.05	**11.6**
	о	2.1—11.5	5.01 ± 0.05	**16.0**
Ширина наружного чашелистика, мм	ж	0.8—4.3	2.20 ± 0.04	**6.4**
	м	0.7—3.6	1.88 ± 0.03	**6.0**
	о	0.8—4.3	1.90 ± 0.03	0.5
Длина внутреннего чашелистика, мм	ж	3.4—9.2	6.70 ± 0.04	**3.9**
	м	5.2—9.2	6.92 ± 0.04	**17.9**
	о	4.0—9.5	5.69 ± 0.04	**21.7**
Ширина внутреннего чашелистика, мм	ж	2.4—6.3	4.76 ± 0.03	**8.3**
	м	3.0—6.0	4.41 ± 0.03	**22.7**
	о	2.5—6.7	3.94 ± 0.02	**13.1**
Диаметр венчика, мм	ж	16.0—34.0	24.78 ± 0.14	**8.2**
	м	19.2—39.0	26.35 ± 0.13	**6.0**
	о	18.3—30.0	23.67 ± 0.12	**15.2**
Длина лепестка, мм	ж	5.1—15.0	10.63 ± 0.07	**11.6**
	м	7.7—18.3	11.78 ± 0.07	0.3
	о	7.8—14.8	10.66 ± 0.06	**12.2**
Ширина лепестка, мм	ж	4.9—14.6	10.47 ± 0.07	**4.5**
	м	6.6—16.5	10.95 ± 0.08	**3.2**
	о	7.2—14.6	10.18 ± 0.06	**7.7**
Число тычинок (стаминодиев)	ж	15—30	22.24 ± 0.23	**7.4**
	м	15—25	20.13 ± 0.17	**7.5**
	о	20—35	24.79 ± 0.25	**15.4**
Длина пыльника, мм	ж	0.62—1.44	0.92 ± 0.01	**35.4**
	м	0.98—2.06	1.42 ± 0.01	**30.4**
	о	0.92—1.83	1.35 ± 0.01	**5.0**
Ширина пыльника, мм	ж	0.39—0.97	0.64 ± 0.005	**56.3**
	м	0.73—1.44	1.08 ± 0.006	**47.4**
	о	0.73—1.34	1.01 ± 0.006	**8.3**
Длина тычиночных нитей внутреннего круга, мм	ж	1.4—4.8	2.95 ± 0.03	**30.2**
	м	3.0—5.3	4.04 ± 0.02	**17.5**
	о	2.5—4.8	3.58 ± 0.02	**16.3**
Длина тычиночных нитей наружного круга, мм	ж	1.13—3.75	2.33 ± 0.02	**39.2**
	м	2.5—5.0	3.44 ± 0.02	**18.0**
	о	2.0—4.0	2.84 ± 0.02	**21.2**
Число стилодиев	ж	23—120	58.04 ± 1.40	**5.3**
	о	25—95	48.39 ± 1.16	
Длина стилодия, мм	ж	1.53—2.61	2.04 ± 0.01	**39.6**
	о	0.87—2.06	1.48 ± 0.01	
Диаметр рыльца, мм	ж	0.21—0.52	0.37 ± 0.003	**37.9**
	о	0.15—0.41	0.25 ± 0.001	

Продолжение табли

Признак	Половой тип	Min—Max, мм	$M \pm m$	t
Длина завязи, мм	ж	0.46—0.88	0.71 ± 0.003	**28.3**
	о	0.36—0.77	0.59 ± 0.003	
Ширина завязи, мм	ж	0.29—0.57	0.45 ± 0.002	**21.2**
	о	0.25—0.52	0.39 ± 0.002	

Примечание.* — значение критерия Стьюдента, показывающее различие между одноименными признаками женских и мужских цветков, ** — женских и обоеполых, *** — мужских и обоеполых. Полужирным шрифтом выделены значения критерия Стьюдента, показывающие достоверные различия при $P = 95$ % и $n > 1$

ских цветков больше, чем у женских и обоеполых цветков. Ширина внутреннего чашелистика мужских цветков меньше, чем у женских цветков, но всегда больше, чем у обоеполых. Диаметр венчика и размеры лепестков мужских цветков больше, чем обоеполых и женских цветков.

Число тычинок в обоеполых цветках и стаминодиев в женских цветках больше числа тычинок в мужских цветках. Пыльники в мужских цветках крупнее, чем в обоеполых. Тычиночные нити внутреннего и внешнего кругов в мужских цветках длиннее тычиночных нитей обоеполых и женских цветков.

Структурные различия между мужскими и женскими цветками касаются только гинецея. В мужских цветках гинецей полностью отсутствует и на месте его находятся многочисленные волоски.

Обсуждение

Анализ литературы выявил различия между частями цветков разных половых типов. Однако четких закономерностей пока не установлено. Это, вероятно, объясняется двумя причинами. Во-первых, малой изученностью структуры цветка у растений разных половых форм: моноэцичных, диэцичных, триэцичных, полигамных и их вариаций. Во-вторых, у различных половых форм растений эти закономерности, по-видимому, разные и распространять их на другие группы растений нельзя.

Большинство ботаников считают обоеполый цветок исходным типом, от которого произошли однополые цветки у многих таксонов покрытосеменных растений. Обоеполый цветок *P. fruticosa* имеет строение, типичное для цветков сем. *Rosaceae*. В мужских цветках морфологическая эволюция привела к полной редукции женской генеративной сферы, в женских цветках — к редукции тычинок. Генеративная сфера мужских цветков отличается от обоеполых меньшим числом тычинок, несколько увеличенными размерами пыльников, однако фертильность пыльцы одинакова.

Установлены различия в размерах частей цветков разных половых типов у *P. fruticosa*. Однако морфологические различия сексуальных типов цветков не строго выражены. Размеры венчика сильно варьируют и по внешнему виду трудно судить о принадлежности цветка к тому или иному половому типу. Только просмотр большого материала и его статистическая обработка позволяют с достоверностью говорить о больших размерах мужских цветков в сравнении с женскими и обоеполыми. Существует мнение, что на рост венчика у гинодиэцичных видов влияют гормоны, выделяемые тычинками. Возможно, что отчетливое проявление гинодиэции в семействах *Caryophyllaceae* и *Lamiaceae*, морфологическая невыразительность ее в семействах *Scrophulariaceae* и *Campanulaceae* связаны с разным цитологическим характером стерильности женских форм. Демьянова (1990) высказывает предположение, что на размеры околоцветника женских форм более сильно влияет редукция пыльников и пыльцы, осуществляющаяся на ранней стадии, в сравнении с дегенерацией их на более поздней стадии. В тех немногочисленных случаях, когда у вида наблюдается андродиэция, т. е. наличие обоеполых и мужских и женских цветков, редукция венчика мужского цветка не происходит (Дарвин, 1948). Дегенерация пыльцы в женских цветках *P. fruticosa* привела к превращению тычинок в стаминодии, уменьшению размеров пыльников и длины тычиночных нитей. У *P. fruticosa*, вероятно, дегенерация пыльцы в женских цветках происходит на поздней стадии, так как стаминодии внешне отличаются от тычинок только меньшими размерами. В результате этого дегенерация андроцея не сказывается на развитии венчика женского цветка.

В строении гинецея обоеполых и женских цветков отсутствуют качественные различия. Превращение тычинок в стаминодии в женских цветках коррелятивно не связано со строением гинецея. Напротив, женские цветки имеют большее число стилодиев, лучше выраженную рыльцевую поверхность и более длинные стилодии, чем у обоеполых. Увеличение длины стилодия и воспринимающей поверхности рылец следует рассматривать как приспособление женских цветков к перекрестному опылению, которое для них является единственным и неизбежным. Автофилия в любой форме (гейтеногамии или автогамии) у них исключена.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (1997—2000 гг.) и 6-го конкурса-экспертизы 1999 г. проектов молодых ученых РАН (№ 276). Автор выражает искреннюю благодарность Н. К. Шохиной и В. А. Черемушкиной за просмотр рукописи и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 92—99.

Дарвин Ч. Различные формы цветков у растений одного и того же вида. Сочинения. М.; Л., 1948. Т. 7. 231 с.

Демьянова Е. И. Половой полиморфизм цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 36 с.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 111 с.

Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975. 351 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Baker H. G. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants // Proc. Leeds Philos. Soc. 1948. Vol. 5. P. 136—139.

Bawa K. S., Opler P. A. Dioecism in tropical forest trees // Evolution. 1975. Vol. 29. P. 167—179.

Elkington T. T., Woodell S. R. J. Biological flora of the British Isles. *Potentilla fruticosa* L. // J. Ecology. 1963. Vol. 51. N 4. P. 769—781.

Klackenberg J. The holarctic complex *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 2. P. 181—191.

Lloyd D. G., Webb C. J. Secondary sex characters in seed plants // Bot. Rev. 1977. Vol. 43. N 2. P. 177—216.

Tornblom G. Some notes respecting *Potentilla fruticosa* // Sv. Bot. Tidskr. 1911. Vol. 5. P. 91—132.

SUMMARY

Morphology of 850 flowers of *Pentaphylloides fruticosa* collected from the wild of the Mountain Altai has been studied. Morphological descriptions of male, female and hermaphroditic flowers have been refined. Differences in size of the flower parts of different sexual types have been shown. It has been established that there is a regular decrease in size of the perianth and its parts in the range of flowers: male—female—hermaphroditic. Anthers of the female flowers do not form pollen and have transformed into staminodes. The male flowers have no gynoecium. Stigmatic surface of the female flowers is better expressed and styles are longer than those of the hermaphroditic flowers.

УДК 581.2 : 582.572.2 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© О. А. Сорокопудова

ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИЕ УКЛОНЕНИЯ У ВИДОВ И СОРТОВ *LILIUM* (*LILIACEAE*)

O. A. SOROKOPUDOVA. TERATIC VARIABILITY IN *LILIUM* SPECIES AND VARIETIES (*LILIACEAE*)

Новосибирская зональная плодово-ягодная опытная станция им. И. В. Мичурина СО РАСХН
Бердск

Поступила 27.03.2003
Окончательный вариант получен 31.07.2003

В 2001—2002 гг. в Новосибирской обл. впервые за последние 10 лет отмечались различные формы тератологических изменений у видов и сортов лилий: махровость цветков, линейная фасциация стебля, метаморфоз надземных луковиц-деток в цветки, иное (отличное от 3) число гнезд в плодах. Дана краткая характеристика этих аномалий.

Ключевые слова: морфология растений, тератология, *Lilium*.

Тератологические изменения у лилий — редкое явление в Новосибирской обл. В 2001—2002 гг. на интродукционном участке видов и сортов лилий Новосибирской зональной плодово-ягодной опытной станции им. И. В. Мичурина (НЗПЯОС) впервые за последние 10 лет наблюдались многочисленные различные формы тератологических изменений. В 2001 г. были отмечены массовые проявления махровости цветков, единичные случаи линейной фасциации стебля, метаморфоз бульб (луковиц-деток, формирующихся в пазухах ассимилирующих листьев и низовых бректей), изменение формы плодов, обусловленное развитием аномального числа плодолистиков; в 2002 г. — махровость у единичных особей, линейные фасциации.

Махровые цветки с различными вариантами полипеталии были обнаружены в соцветиях Азиатских гибридов со средними и среднепоздними сроками цветения. Встречались цветки с явными признаками петализации тычинок — у сортов «Виринея» (табл. I, *1*), «Мазурка», «Малиновый звон», «Пелеринка», с фасциацией цветков — у сорта «Connecticut King» (табл. I, *2*) и с комбинированным сочетанием петализации тычинок и образования дополнительного круга листочков или тычинок (в случаях, когда сумма листочков околоцветника и тычинок не была кратна 6, но кратна 3) — у сортов «Болгария», «Лорена», «Малинка», «Розовая дымка» (табл. I, *3*), «Розовая фантазия». В некоторых случаях в соцветиях с махровыми цветками нарушалась акропетальная последовательность распускания цветков: первым и в более ранние сроки по сравнению с другими растениями того же сорта раскрывался верхний махровый цветок и уже после него акропетально распускались остальные цветки соцветия (табл. I, *3*). М. Ф. Данилова и З. М. Силина (1962), Метеорологические условия в начале вегетации видов и сортов лилий

Месяц	Декада	Среднедекадная температура воздуха, °С.					Осадки, мм		
		2001 г.		2002 г.		среднемноголетняя	2001 г.	2002 г.	среднемноголетние
		максимальная	средняя	максимальная	средняя				
Май	I	30	15.7	24	11.4	7.7	0	6.9	11.3
	II	32	14.4	29	13.8	10.0	8.0	28.3	12.4
	III	34.5	17.6	31	17.4	13.2	13.2	4.7	13.2
Июнь	I	30.5	17.3	26.5	16.0	15.4	27.9	6.1	13.3

работая с растениями рода *Tulipa* L. сем. *Liliaceae*, пришли к выводу, что махровость — следствие активизации пазушных меристем, т. е. бокового ветвления, а в случаях с фасциированными цветками — и глубокого срастания осей. Этими фактами логично объясняется все разнообразие махровости и на сортах лилий.

В. Х. Тутаюк (1975) отмечает, что петалоидное превращение тычинок — самое распространенное явление в цветках, и что тем не менее относительно бо́льшую пластичность проявляет гинецей, так как верхушечная меристематическая ткань цветка больше подвержена изменениям условий среды. Кроме махровости, у цветков растений многих сортов наблюдалось расхождение плодолистиков в верхней части (у рыльца и столбика). Плоды лилий — в норме синкарпные 3-гнездные коробочки — имели отклонения: встречались 2-гнездные плоды с 4 рядами семязачатков, 4-гнездные плоды с 8 рядами семязачатков (табл. I, *4*) и чаще — 4-гнездные плоды с 7 рядами семязачатков (табл. II, *1*).

Случаи возникновения линейных фасциаций стебля отмечены у *Lilium martagon* subsp. *pilosiusculum* (Freyn) Iljin ex B. Fedtsch., *L. davidii* Duchartre (табл. II, *2*) и у Азиатского гибрида «Веста» (табл. II, *3*). Соцветия с уплощенной осью отличались многочисленностью цветков, которых насчитывалось раза в 4 больше, чем у обычных растений. Подобные линейные фасциации у Азиатских гибридов зафиксировали А. С. Красовский (1988) в Крыму и Sh. Holmes (Web site: http://www.telusplanet..., 2002) в Канаде. Несомненно, что на появление массовых случаев возникновения махровости цветков в 2001 г. и линейных фасциаций в 2002 г. оказали влияние специфические погодные условия 2001 г., когда растения находились в фазе начала отрастания побегов. В это время зачаточные цветки были на V этапе органогенеза, когда возникают уклонения от типичного хода развития цветков (Седова, 1982) и начинают формироваться почки возобновления у видов и сортов со средними и среднепоздними сроками цветения. Календарные сроки прохождения этой фазы в условиях лесостепи Новосибирской обл. — май—начало июня. Сопоставляя метеорологические условия 2001, 2002 гг. со среднемноголетними данными в вышеуказанный период[1] (см. таблицу), можно сделать вывод, что на появление подобных аномалий в развитии цветков и почек возобновления повлияла необычно высокая температура воздуха и почвы на фоне низкой относительной влажности воздуха (днем последняя составляла 27—50 %). Температура почвы в мае 2001 г. в отдельные дни повышалась до 49—52 °С. Разница температур воздуха в течение суток достигала 23 °С. По-видимому, аналогичные метеорологические условия в III декаде мая 2002 г. также спровоцировали махровость, но уже незначительного числа преимущественно верхних цветков, так как нижерасположенные зачаточные цветки были к этому времени уже достаточно дифференцированы.

---

[1] Использованы данные метеостанции Искитимского р-на Новосибирской обл.

Явления формирования цветков в бульбах описаны М. В. Барановой (1973) и А. С. Красовским (1988). Они отмечают редкость этих метаморфоз. В условиях Новосибирской обл. подобные уклонения встречались у Азиатских гибридов «Мелодия лета» (в 2001 г.) и «Розовая фантазия» (в 2002 г.). У сорта «Мелодия лета» формирование цветков происходило на фоне естественной декапитации побега, при этом развитие цветков приостанавливалось на начале VIII этапа органогенеза. У сорта «Розовая фантазия» цветки больше продвинулись в развитии (до IX этапа), имели меньшие размеры, но те же морфологические особенности и окраску, присущие сорту (табл. II, *4*). Цветки формировались в верхней части зоны ассимилирующих листьев.

Дальнейшее наблюдение за растениями, характеризующимися аномалиями, а также за их сеянцами и вегетативным потомством позволит установить, играют ли роль некоторые из вышеперечисленных тератологических уклонений в формообразовании в роде *Lilium*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. О формировании цветков в стеблевых луковичках *Lilium* // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 6. С. 890—893.

Данилова М. Ф., Силина З. М. Формообразование у тюльпанов (*Tulipa* L.) в связи с активизацией пазушных меристем // Тр. БИН АН СССР. 1962. Сер. 7. Вып. 5. С. 176—224.

Красовский А. С. Формирование цветков в стеблевых луковичках лилий // Бюл. Гос. Никитск. бот. сада. 1988. Вып. 66. С. 33—36.

Седова Е. А. Луковичные и клубнелуковичные // Биология развития культурных растений. М., 1982. С. 277—306.

Тутаюк В. Х. Филогенетическое значение тератологических изменений органов цветка // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 30—32.

Holmes Sh. Web site: http://www.telusplanet.net/public/mgshol/home.html.

SUMMARY

Different forms of teratic variability in lily species and varieties were for the first time recorded in 2001—2002 in Novosibirsk Region for the last 10 years: double flower, linear stem fasciation, metamorphosis of above-ground bulbils into flowers, number of seed chambers in a fruit other than 3, variegated petals. A brief description of these abnormalities is presented.

УДК 581.543 (477.75) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© В. Н. Голубев

ЗИМНЕЕ ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

V. N. GOLUBEV. WINTER FLOWERING OF PLANTS OF THE CRIMEAN SOUTHERN COAST

Никитский ботанический сад
Национальный Научный центр Украинской академии аграрных наук
98648 Чита, Крым, Украина

Поступила 24.09.2001

Уточнено определение зимнецветущих растений и установлены 3 их эколого-биологические группы: собственно зимнецветущие, ранне-зимнецветущие и средне-позднезимнецветущие. Выявлены экологические закономерности зимнего цветения растений. Многочисленность цветущих зимой видов растений в составе местной растительности служит дополнительным свидетельством ее средиземноморской природы.

Ключевые слова: фенология, зимнецветущие растения, Крым.

Для естественной растительности стран Средиземноморья весьма характерным является зимнее цветение некоторых видов растений (Гребнер, 1914; Алехин, 1950; Грацианский, 1971, и др.), обусловленное наличием мягкой и теплой зимы с обильными осадками, преимущественно в виде дождей (Rikli, 1912). Из средиземноморских зимнецветущих видов можно назвать *Daphne laureola* L., *Medicago arborea* L., *Rosmarinus officinalis* L., *Viburnum tinus* L., которые сохраняют ритм зимнего цветения и на Южном берегу Крыма (Голубева, 1969) будучи здесь интродуцентами.

Сведения о зимнецветущих видах реликтовой средиземноморской растительности Южного берега Крыма единичны (Радзивил, 1906; Вульф, 1925), весьма неполны, а подчас и не вполне корректны. Так, период цветения для *Ruscus ponticus* и *R. hypoglossum* — типичных зимнецветущих видов, в «Определителе высших растений Крыма» (1972) указан соответственно II—IV и IV—V, что расходится с их реальным периодом цветения.

Наши фенологические исследования растений Южного берега ведутся с 1965 г. по настоящее время главным образом в земляничниково-высокоможжевелово-пушистодубовых лесах на мысе Мартьян (с 1973 — заповедник), примыкающем к Никитскому саду с востока, а также в крымскососновых и дубово-можжевеловых лесах над д. Никитой в 6 км к востоку от Ялты. Природные условия и особенности растительности заповедника «Мыс Мартьян» и нижнего горного пояса Никитского хр. Главной гряды Крымских гор описаны в ряде работ (Кочкин и др., 1976; Ларина, 1976; Важов, 1979; Голубев, 1989).

Решающее влияние на специфику климата Южного берега оказывает его географическое положение на параллели 45° с. ш., существование Крымских гор, идущих тремя грядами с юго-запада на северо-восток, защищающих от холодных северных ветров, наличия незамерзающего Черного моря, глубокого у самых берегов, ослабляющего похолодания воздуха осенью и зимой, сдерживающего быстрое прогревание его весной. Климат рассматриваемого региона субтропический средиземноморский, засушливый, жаркий, но не знойный, с умеренно теплой зимой (Важов, 1979). Средняя годовая температура воздуха на территории заповедника «Мыс Мартьян» — 12—13.6 °C, средняя температура воздуха самого теплого месяца, июля, составляет +22.5—24.0 °C, самого холодного, февраля, — +2.5—4.0 °C. В холодные месяцы (январь, февраль) среднесуточная температура воздуха бывает выше 0 °C в течение 23—25 дней, ниже 0 °C опускается лишь в течение 6—7 дней. Самая низкая температура воздуха только однажды доходила до −15 °C (1950 г.). Среднегодовое количество осадков равно 577 мм, количество зимних осадков более чем вдвое превышает количество летних. Снег зимой выпадает почти ежегодно, но лежит недолго (не более 10 дней), лишь в 1929 г. он продержался 40 дней. С мая по сентябрь выпадает 30 % годовой суммы осадков, а в течение 4 холодных месяцев (декабрь—март) — 44 %. Максимум осадков наблюдается в январе, минимум — в августе. В пределах указанных метеорологических показателей по годам в многолетнем ряду происходят их непрерывные отклонения от средних величин.

К зимнецветущим мы относим такие растения, которые цветут не менее 1 декады в любом из 3 зимних месяцев (декабре, январе и феврале), при этом не исключается возможность их цветения и в другое время года в разные сроки. Принимая во внимание данное определение, среди зимнецветущих видов природной растительности Южного берега Крыма следует выделять по крайней мере 3 эколого-биологические группы: 1) собственно **зимнецветущие**, период цветения которых охватывает все 3 зимних месяца и может включать в себя часть летне-осеннего и весенне-летнего периодов; 2) **раннезимнецветущие**, обычно начинающих цвести в разные сроки летнего или осеннего периода и при благоприятных температурных условиях ноября-декабря способные продолжать свое цветение в раннезимний период, завершая его в декабре или в начале января; 3) **средне-позднезимнецветущие**, начало цветения которых приходится на разные сроки января и февраля, в зависимости от степени благоприятствования погодных условий; эти растения могут продолжать свое цветение весной или даже летом.

Надо сразу оговориться, что зимнее цветение не означает непрерывного функционирования цветков в течение того или иного промежутка зимы. Во время заморозков и снежного покрова функционирование цветков прерывается и даже возможно отмирание раскрывшихся цветков под влиянием указанных воздействий, но после заморозков и схода снежного покрова распускаются новые бутоны и цветение продолжается. Возможно продление цветения цветков, сохранившихся живыми.

К собственно зимнецветущим стоит относить лишь 3 вида иглицы, растущих на Южном берегу: *Ruscus hypoglossum*,[1] *R. hyrcanus*, *R. ponticus*. По приуроченности цветения к сезонам года (астрономическим) *R. ponticus* является осенне-зимне-весеннецветущим, *R. hypoglossum* — среднеосенне-зимне-весеннецветущим, а *R. hyrcanus* — позднеосенне-зимне-средневесеннецветущим (Голубев, 1996). Их можно назвать облигатными зимнецветущими растениями. Однако к этой категории целесообразно также относить факультативные зимнецветущие растения, которые цветут в течение всех 3 зимних месяцев только в отдельные годы с особо благоприятными температурными условиями зимой. К аборигенным видам этой подгруппы относятся *Arabis caucasica*, *Corylus avellana*, *Galanthus plicatus*, *Euphorbia rigida*, *Taraxacum officinale*, из сорных и одичавших культурных растений на нарушенных местах обитания встречаются *Calendula persica*, *Capsella bursa-pastoris*, *Senecio vulgaris*, *Stellaria media*, *Veronica persica*, *Amygdalus communis*, *Prunus cerasifera*, *P. spinosa*. Очень редко, при особо располагающих погодных условиях осени и зимы по типу факультативных зимнецветущих развиваются *Clypeola jonthlaspi*, *Erodium cicutarium*, *Erophila praecox*, *Lamium purpureum*, *Mercurialis annua*, *Orlaya kochii*, *Scandix pecten-veneris*, *Solanum zelenetzkii*, что наблюдалось зимой 1996/97 г., отчасти — 1997—1998 гг. Многие из этих видов в годы с более холодными зимами являются весеннецветущими.

Довольно многочисленна, хотя и не постоянна в различные по метеорологическим условиям годы группа раннезимнецветущих растений, особенно хорошо представленная в годы с мягкой безморозной осенью и началом зимы — декабрем. Из аборигенных видов природной растительности Южного берега к этой группе принадлежат зацветающие в конце августа—сентябре *Bellis sylvestris*, *Taraxacum hybernum*, а также разнообразные длительноцветущие виды, обычно летне-осеннего цветения, или же виды весенне-среднелетнего цветения, переходящие в позднелетне-осенний период к вторичному цветению: *Aster salignus*, *Ballota nigra*, *Calamintha nepeta*, *Centaurea diffusa*, *Cichorium intybus*, *Daucus carota*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Galinsoga parviflora*, *Helminthia echioides*, *Inula conyza*, *Centranthus ruber*, *Malva erecta*, *Parietaria officinalis*, *Picris rigida*, *Seseli dichotomum*, *Sonchus oleraceus*, *Anthemis subtinctoria*, *Centaurea sterilis*, *Coronilla emeroides*, *Helianthemum grandiflo-*

---

[1] Латинские названия растений в основном приводятся по С. К. Черепанову (1995) или «Определителю высших растений Крыма» (1972), поэтому авторы названий не приводятся.

rum, *Lapsana intermedia*, *Leontodon biscutellifolius*, *Melandrium album*, *Melilotus officinalis*, *Pimpinella lithophila*, *Polygala major*, *Psoralea bituminosa*, *Senecio cineraria*, *Teucrium chamaedrys*. По этому типу в иные годы развиваются и некоторые виды из предыдущей группы: *Clypeola jonthlaspi*, *Erodium cicutarium*, *Erophila praecox*, *Lamium purpureum*, *Mercurialis annua*, *Scandix pecten-veneris*, *Solanum zelenetzkii*. Раннезимнее цветение у них возникает вследствие того, что после теплой осени и части декабря вдруг наступают заморозки, повреждающие генеративные побеги, вследствие чего они уже обычно не зацветают в последующие зимние месяцы, а возвращаются к свойственному им нормальному ритму развития — весеннему цветению или более позднему, как у *Mercurialis annua*, *Solanum zelenetzkii*. Прекращением цветения на заморозки в декабре реагируют и многие другие перечисленные выше растения этой группы.

Также богата видами и группа средне-позднезимнецветущих растений: *Cornus mas*, *Crocus angustifolius*, *Ficaria calthifolia*, *Fraxinus oxycarpa*, *Muscari neglectum*, *Ulmus scabra*; по этому типу происходит развитие целого ряда видов из предыдущих групп в условиях положительных температур воздуха в январе и феврале: *Amygdalus communis*, *Arabis caucasica*, *Clypeola jonthlaspi*, *Corylus avellana*, *Erophila praecox*, *Euphorbia rigida*, *Galanthus plicatus*, *Holosteum umbellatum*, *Lamium purpureum*, *Prunus cerasifera*, *Stellaria media*, *Veronica didyma*, *V. hederifolia*.

Проведенный эколого-биологический анализ позволяет заключить, что наиболее типичной и экологически полнее всего выраженной является группа собственно зимнецветущих облигатных видов иглицы со средиземноморскими ареалами, которая в отдельные годы пополняется за счет весеннецветущих видов, смещающих сроки зацветания на более ранние — на декабрь. Группа раннезимнецветущих видов формируется из осеннецветущих, при благоприятных условиях начала зимы продолжающих цветение и в декабре. а также за счет длительно летне-осеннецветущих растений с продлением цветения на декабрь. Группа средне-позднезимнецветущих видов складывается из весеннецветущих растений, при благоприятных условиях января и февраля переносящих свое зацветание на разные сроки этих 2 зимних месяцев.

Установленные факты зимнего цветения многочисленных растений являются дополнительными аргументами в пользу признания средиземноморского характера растительности Южного берега Крыма. Значительная вариабельность состава зимнецветущих видов по годам в многолетнем ряду вскрывает специфическую эколого-биологическую природу данного ландшафтного фрагмента Средиземноморья, заключающуюся в непрерывных колебаниях ее то в сторону более северных, то более южных регионов.

Эта закономерность представляет определенный интерес для интродукционной практики в пределах Южного берега Крыма и других подобных ему по природно-климатическим условиям регионов. Она свидетельствует о перспективности интродукции на Южный берег зимнецветущих видов из субтропических стран: Восточной Азии, Средиземноморья, Северной Америки. Такой вывод находится в полном соответствии со сделанным нами ранее заключением об использовании эколого-биологических особенностей растений естественных фитоценозов района интродукции для прогноза ее успешности (Голубев, Голубева, 1979) и подтверждается практикой интродукции в Никитском ботаническом саду (Голубева, 1969; Марченко, 1970).

Изложенные в статье материалы имеют также теоретическое значение для обоснования типологических принципов квалификации эколого-географической природы Южного берега Крыма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В. География растений. М., 1950. 420 с.

Важов В. И. Целебный климат. Симферополь, 1979. 81 с.

Вульф Е. В. Материалы по фито-фенологии Южного берега Крыма // Записки Гос. Никитского бот. сада. М., 1925. С. 47—62.

Голубев В. Н. К изучению эколого-биологической структуры растительности сообществ (на примере дубово-можжевеловых лесов Южного берега Крыма) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1140—1152.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 86 с.

Голубев В. Н., Голубева И. В. Об использовании эколого-биологических особенностей растений естественных фитоценозов для прогноза возможностей интродукции // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР 1979. Вып. 114. С. 3—6.

Голубева И. В. О некоторых биоморфологических особенностях осенне-зимне-весеннецветущих деревьев и кустарников // Бюл. Гос. Никитского бот. сада. 1969. Вып. 3 (10). С. 8—11.

Грацианский А. Н. Природа Средиземноморья. М., 1971. 512 с.

Гребнер П. География растений. М., 1914. 423 с.

Кочкин М. А., Казимирова Р. Н., Молчанов Е. Ф. Почвы заповедника «Мыс Мартьян» // Тр. Гос. Никитского бот. сада. Ялта, 1976. Т. 70. С. 26—44.

Ларина Т. Г. Флора и растительность заповедника «Мыс Мартьян» // Тр. Гос. Никитского бот. сада. Ялта, 1976. Т. 70. С. 45—62.

Марченко Н. Г. Календарь цветения красивоцветущих деревьев и кустарников арборетума Никитского ботанического сада. Ялта, 1970. 33 с.

Определитель высших растений Крыма. Л., 1972. 551 с.

Радзивил С. Фенологический обзор // Постановления Ялтинского уездного земского собрания. 1905—1906. С. 6—12.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 902 с.

Rikli M. Lebensbedingungen und Vegetationsverhältnisse der Mittelmeerländer und der atlantischen Inseln. Jena, 1912.

SUMMARY

A definition of winter-flowering plants is made more precise. Three ecological-biological groups are distinguished: true winter-flowering, early winter-flowering and middle-late winter-flowering plants. Ecological regularities of the winter flowering are revealed. A high number of winter-flowering species in the local vegetation is an additional evidence of its Mediterranean origin.

УДК 582 572.8 (477)

Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© В. И. Мельник

ПОПУЛЯЦИИ *ERYTHRONIUM DENS-CANIS* (*LILIACEAE*) В РАВНИННЫХ ЛЕСАХ УКРАИНЫ

V. I MELNIK. POPULATIONS OF *ERYTHRONIUM DENS-CANIS* (*LILIACEAE*) IN LOWLAND FORESTS OF UKRAINE

Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1
Факс (044)2950480
E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua

Поступила 19.07.2002
Окончательный вариант получен 03.06.2003

Изучены распространение, условия произрастания и структура популяций *Erythronium dens-canis* (*Liliaceae*) в лесах равнинной части Украины, где находится восточный предел ареала вида. Даны рекомендации по организации ботанических заказников в данном регионе.

Ключевые слова: *Erythronium dens-canis*, хорология, фитоценоз, популяция, охрана.

Высокодекоративный ранневесенний эфемероид *Erythronium dens-canis* L. (*Liliaceae*) — редкий вид флоры Европы. Он внесен в Красные книги или списки охраняемых видов Украины, Чехии и Словакии, Венгрии, Италии, Швейцарии (Landolt, 1970; Czapody, 1982; Червона..., 1996; Conti et al., 1997; Čerovsky et al., 1999). Вид является редким в пределах всего ареала, поэтому каждое его местонахождение заслуживает охраны. Особого внимания требуют изолированные, наиболее восточные популяции *E. dens-canis* в равнинной части Украины. В настоящей статье отражены результаты проведенного нами в 2001—2002 гг. исследования географического распространения, условий произрастания и структуры данных популяций. Названия упоминаемых в работе растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995).

E. dens-canis — эндемик флоры Европы, ареал которого охватывает пространство в пределах умеренного и субсредиземноморского климатических поясов от Пиренеев до Карпат и равнинных районов Украины. Вид произрастает в Португалии, Испании, Франции, северной Италии, Швейцарии, Австрии, республиках бывшей Югославии, Албании, Болгарии, европейской части Турции, Румынии, Венгрии, Чехии, Словакии и Украине (Richardson, 1980). Бóльшая часть ареала вида приурочена к горным системам Европы (Пиренеи, Северные Аппенины, Альпы, Балканы, Карпаты). Таким образом. *E. dens-canis* — это среднеевропейский монтанный элемент флоры Украины. На Украине вид распространен преимущественно в Карпатах (рис. 1) — в предгорьях на высоте 120—250 м над ур. м. и после вертикального разрыва ареала — в верхнем горном поясе на высоте 1000—1200 м над ур. м. Всего в Украинских Карпатах зафиксировано 63 местонахождения вида в Раховском, Тячевском, Хустском, Береговском и Виноградовском районах Закарпатья (Вайнагій, 1964; Комендар и др., 1976; Кричфалуший и др., 1995; Комендар и др., 2000). Равнинные эксклавы *E. dens-canis* приурочены к Ополью — наиболее западной части Подольской возвышенности в пределах Львовской обл. и к Полесской низменности на севере Украины в пределах Житомирской обл.

Равнинный эксклав ареала *E. dens-canis* на Подолии (в Ополье) удален от карпатской части ареала на 120 км. Т. Фотинюк (1934), который впервые обнаружил вид в равнинной части Украины, приводил 2 местонахождения в равнинном эксклаве ареала — на правом берегу р. Золотой Липы вблизи с. Пленниково в Перемышлянском уезде и в лесу Мокрое (Бучино) в окрестностях с. Чемеринцы вблизи поселка Перемышляны (Львовская обл.). S. Wierdak (1935) уточнил распространение вида в этом эксклаве и привел для урочища Мокрое в Чемеринском лесничестве 4 местонахождения, расположенные вблизи друг от друга. После этой публикации не было никаких новых сведений, подтверждающих произрастание *E. dens-canis* в Ополье. В гербариях Львовского природоведческого музея и Национального ботанического сада им. Н. Н. Гришко НАН Украины представлены гербарные образцы, собранные в Ополье в 1963 г. С. Д. Шелестом.

По данным наших исследований, в настоящее время *E. dens-canis* произрастает в 12—14 кварталах Гологорского лесничества Золочевского гослесхоза в урочище Бучино (другие названия — Дил, Мокрое) в окрестностях с. Чемеринцы Перемышлянского р-на Львовской обл. Нами подтверждено произрастание вида в 3 местонахождениях вблизи с. Чемеринцы. Их общая площадь — около 1.5 га. Местонахождение, которое приводили Фотинюк (1934) и Wierdak (1935) для окрестностей с. Пленниково, нам обнаружить не удалось.

Опольский эксклав ареала вида долгое время считался самым восточным. В начале XXI в. в 250 км к северо-востоку от него был выявлен новый эксклав ареала вида в Дзержинском р-не Житомирской обл. (Центральное Полесье) (Орлов, 2001).

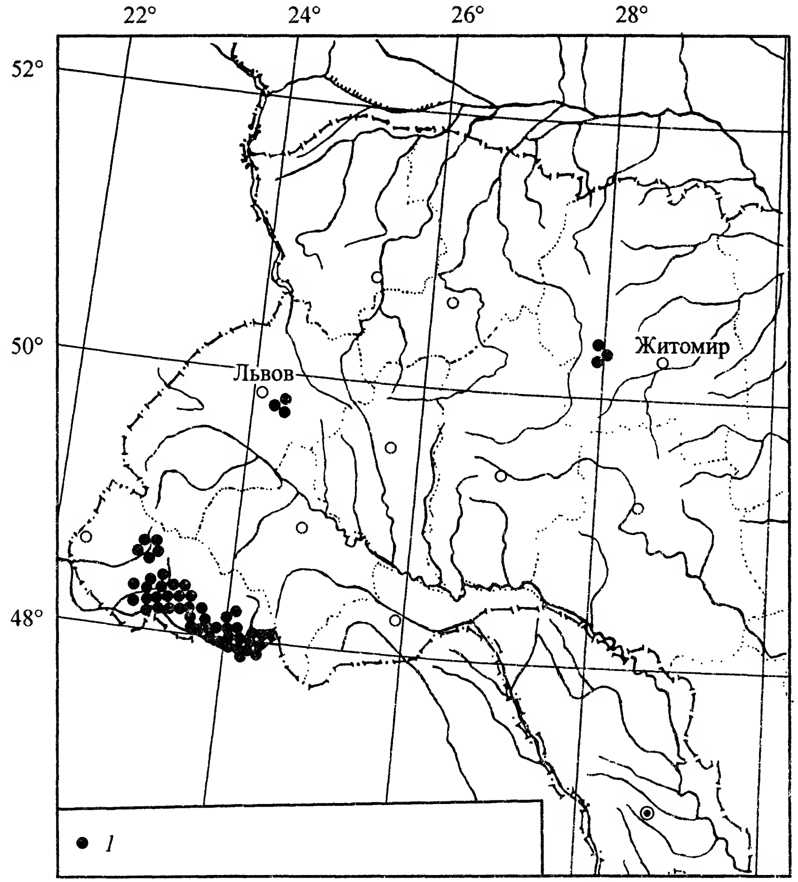


Рис. 1. Географическое распространение *Erythronium dens-canis* на Украине.
1 — местонахождения вида.

Здесь *E. dens-canis* произрастает на площади 9.5 га в кварталах 44—45 Быковского лесничества Барановского гослесхоза и на площади 90 га в кварталах 22—23 Дзержинского лесничества Бардычевского гослесхоза. По нашим данным, в полесском эксклаве этот вид произрастает на площади около 300 га. Кроме отмеченных А. А. Орловым (2001) кварталов, он встречается также в кварталах 18—19 и 24 Дзержинского лесничества и в Гвоздивском лесничестве Бердычевского гослесхоза.

Таким образом, в равнинной части Украины имеется 2 эксклава ареала *E. dens-canis*, которые отделены друг от друга дизъюнкцией в 250 км и находятся в 120 км от карпатской части ареала. Следует отметить, что и в других частях ареала *E. dens-canis* не образует сплошных массивов. От Пиренеев до Карпат встречаются лишь отдельные изолированные популяции вида (Кричфалуший и др., 1995; Баранова, 2001). В соответствии с классификацией типов пространственного распространения популяций растений (Грант, 1991) *E. dens-canis* образует изолированные локальные популяции.

Характер пространственного распределения популяций *E. dens-canis* указывает на реликтовую природу вида. Логично допустить, что в лесах равнинной части Украины он сохранился как третичный реликт. В пользу этого свидетельствует тот факт, что Ополье и Центральное Полесье никогда не подвергались оледенению.

Оба региона отличаются от прилегающих территорий значительным флористическим разнообразием, в состав которого входят третичные реликты *Rhododendron luteum* Sweet. (Центральное Полесье), *Daphne cneorum* L., *Staphylea pinnata* L. (Ополье) (Мельник, 2000).

Однако не исключен и другой возможный путь генезиса ареала вида в равнинной части Украины. W. Szafer (1929) приводил 118 видов растений, мигрировавших из Карпат в прилегающие равнины. 105 из них — это гляциальные реликты, которые проникли с гор на равнину в период валдайского и днепровского оледенений. Szafer не отнес к этим видам *E. dens-canis*, поскольку в то время не было сведений о распространении вида в лесах равнинной части Украины. Характер распространения *E. dens-canis* в Украине сходен с таковым у видов, которые Szafer называет горным элементом равнинной флоры, поэтому отнесение его к ледниковым реликтам выглядит вполне логичным. Несомненно, что *E. dens-canis* является реликтовым видом флоры Украины. Однако геологический возраст этого реликта на современном уровне его изучения точно установить невозможно, поэтому этот вопрос остается дискуссионным.

Как и все виды рода *Erythronium*, *E. dens-canis* является лесным растением. В Украинских Карпатах он произрастает в буковых, буково-грабовых, буково-дубовых лесах (Кричфалуший и др., 1995).

В Ополье, по данным наших полевых исследований и литературным сведениям (Фотинюк, 1934; Wierdak, 1935), *E. dens-canis* произрастает в буковом лесу Fagetum podolicum. Площадь лесного массива — 15 га. Средний возраст древостоя — 70 лет, высота — 24 м, диаметр стволов — 28 см, бонитет — I, полнота — 0.8. В состав древостоя входят также *Carpinus betulus* L., *Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus glabra* Huds., *Acer platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *Populus tremula* L., *Cerasus avium* (L.) Moench. В подлеске встречаются *Corylus avellana* L. и *Frangula alnus* Mill. В травяном покрове доминируют *Asarum europaeum* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Carex sylvatica* Huds., *C. pilosa* Scop., *C. umbrosa* Host, *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L.; встречаются *Ajuga reptans* L., *Anemone nemorosa* L., *A. ranunculoides* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *C. bulbosa* (L.) DC., *Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Ficaria verna* Huds., *Fragaria vesca* L., *Lathraea squamaria* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *L. vernus* (L.) Bernh., *Lilium martagon* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Oxalis acetosella* L., *Phyteuma spicatum* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Pulmonaria mollis* Wulf ex Hornem., *P. obsura* Dumort., *Ranunculus cassubicus* L., *Symphytum microcalyx* Opiz. Участие *E. dens-canis* в ранневесенней синузии травяного покрова достигает 50—80 %.

В Полесье, по данным Орлова (2001), *E. dens-canis* входит в состав сообществ Carpineto-Quercetum (coryloso)-caricosum (brizoides), Carpineto-Quercetum (coryloso)-caricosum (pilosae) и Quercetum caricosum (pilosae et brizoides). При более детальном рассмотрении распространения вида в сообществах установлена его приуроченность к пониженным наиболее увлажненным участкам дубовых и грабово-дубовых лесов. В более влажных местах, где эти леса замещаются ольховыми лесами, *E. dens-canis* отсутствует. В полесских местообитаниях вида древостой образован *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Betula verrucosa* Ehrh. Встречаются также единичные деревья *Acer platanoides*, *Tilia cordata* Mill. Разреженный подлесок образован *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* L. В травяном покрове доминирует *Stellaria holostea* — 70 %, встречаются *Carex pilosa*, *C. sylvatica*, *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Platanthera bifolia*, *Lathraea squamaria*. В ранневесенней синузии доминируют *Anemone nemorosa* — 50 и *E. dens-canis* — 30 %, встречаются *Hepatica nobilis* Mill. и *Ficaria verna*.

Возрастной состав популяций *Erythronium dens-canis* в лесах равнинной части Украины

Местонахождение	Условия местопроизрастания	Численность особей на 1 м²								
		j		*i*		*v*		*g*		всего особей
		особи	%	особи	%	особи	%	особи	%	
Львовская обл., Перемышлянский р-н, окрестности с. Чемеринцы, урочище Мокрое (Гологорское лесничество)	Буковый лес	5	50	2	20	2	20	1	10	10
Житомирская обл., Дзержинский р-н (Быковское, Дзержинское, Гвоздивское лесничества)	Грабово-дубовый и дубовый леса	4	16	8	32	10	40	3	12	25

Проведен учет возрастных состояний *E. dens-canis* в ценопопуляциях вида на восточном пределе ареала (см. таблицу; рис. 2). Поскольку этапы онтогенеза вида детально освещены в литературе (Кричфалуший и др., 1995; Баранова, 2001, и др.), дано только краткое их описание с акцентом на диагностические признаки каждой возрастной группы.

Ювенильные растения (*j*) характеризуются наличием одного продолговатого ассимилирующего листа, луковицы из 2 чешуй и пучка придаточных корней. Имматурные растения (*i*) имеют 1 ассимилирующий лист с более крупной продолговатой пластинкой. Луковица вытянутая, состоящая из 2 частей. От луковицы отходят пучки придаточных корней. Виргинильные растения (*v*) имеют 1 ассимилилирующий лист, по форме и размерам близкий к листьям взрослых растений. Луковица состоит из 3 чешуй, каждая из которых напоминает собачий зуб. Генеративные растения (*g*) имеют по 2 ассимилирующих листа. Главный побег завершается цветком. Луковица состоит из 4 чешуй. В природе этот период наступает на 5—6-м году жизни. Сенильные растения (*s*) характеризуются потерей способности к регулярному цветению, у них формируются более мелкие и узкие листья и луковицы. В луковицах большое количество отмерших чешуй и донец прошлых лет. К моменту начала вегетации такие растения отмирают (Кричфалуший и др., 1995), поэтому их количественный учет в ценопопуляциях затруднен.

Анализ возрастной структуры 2 популяций *E. dens-canis* на восточном пределе ареала показал значительные различия в их возрастной структуре. Спектр онтогенетических состояний опольской популяции полночленный (см. таблицу; рис. 2), что свидетельствует о гомеостатическом состоянии популяции. Численность онтогенетических состояний растений догенеративного периода равна численности генеративных растений. Спектр онтогенетических состояний полесской популяции левосторонний. Растения догенеративных возрастных состояний составляют 84 % этого спектра.

Плотность особей в полесской популяции (25 особей на 1 м²) и в опольской популяции (10 особей на 1 м²) низкая. Для сравнения укажем, что средняя плотность популяций *E. dens-canis* в высокогорьях Карпат—43 особи на 1 м², а в предгорьях Карпат — 219 особей на 1 м² (Кричфалуший и др., 1995).

Негативное воздействие на состояние популяций *E. dens-canis* в равнинной части Украины оказывают антропогенные нарушения лесных экосистем. В бу-

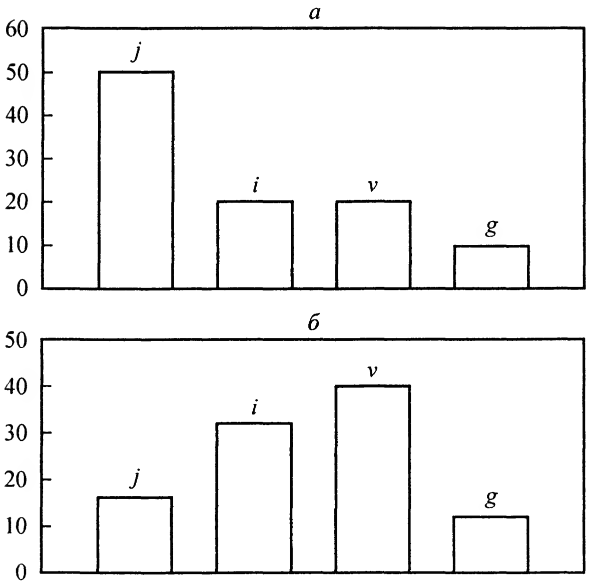


Рис. 2. Возрастной состав популяций *Erythronium dens-canis* на восточном пределе ареала.

а — Львовская обл., Перемышлянский р-н, окрестности с. Чемеринцы, урочище Мокрое, Гологорское лесничество, буковый лес; *б* — Житомирская обл., Дзержинский р-н, Быковское, Дзержинское, Гвоздиковское лесничества, грабово-дубовый и дубовый леса. По оси абсцисс — возрастные группы, по оси ординат — %. Остальные обозначения — в тексте.

ковых лесах Гологорского лесничества, где произрастает этот вид, проводилась подсадка ели. Поскольку ель оказалась в несоответствующих экологических условиях, через несколько лет она засохла, создав пожароопасную ситуацию. Пожар повредил часть местообитания вида. В результате на месте произрастания лесных мезофильных трав начали интенсивно развиваться злаки, препятствующие нормальному развитию *E. dens-canis*.

Интенсивная вырубка леса и посадка на месте лиственных пород ели ставят под угрозу существование *E. dens-canis* в Дзержинском лесничестве Житомирской обл. Учитывая особую ценность генофонда и угрозу гибели популяций вида на восточном пределе ареала, локальные популяции вида в равнинной части Украины необходимо взять под охрану. Для этого лесные массивы, в которых произрастает вид, в Львовской и Житомирской областях необходимо исключить из главного лесопользования и объявить их ботаническими заказниками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. В. Онтогенез и ритмика развития монокарпического побега у видов рода *Erythronium* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 102—110.

Вайнагій І. В. Про поширення еритронію собачого зуба (*Erythronium dens-canis* L.) на Україні // Укр. бот. журн. 1964. Т. 21. № 1. С. 99—101.

Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории / Пер. с англ. М., 1991. 490 с.

Комендар В. І., Грицак М. А., Неймет І. І., Стойка І. В. Про поширення та біологічні особливості *Erythronium dens-canis* у Закарпатті // Укр. бот. журн. 1976. Т. 33. № 2. С. 129—131.

Комендар В. І., Шушман В. С., Сабадош В. І. До вивчення систематики *Erythronium dens-canis* L. // Науковий вісник Ужгородського ун-ту. Сер. біол. 2000. № 8. С. 27—29.

Кричфалуший В. В., Шушман В. С., Сароз О. Е. Биоморфологическая и эколого-ценотическая характеристика *Erythronium dens-canis* (*Liliaceae*) в Карпатах // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 35—52.

Мельник В. И. Редкие виды флоры равнинных лесов Украины. Киев, 2000. 212 с.

Орлов О. О. Перша знахідка *Erythronium dens-canis* L. (*Liliaceae*) в Українському Поліссі // Матер. XI з'їзду Українського ботанічного товариства. Харків, 2001. С. 276—277.

Фотинюк Т. Erythronium dens-canis на Опіллі. Збірник фізіогр. Комісії НТШ. 1934. Т. 6. С. 33—40.

Червона книга України. Рослинний світ // Під ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Київ, 1996. 608 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Čerovsky J., Ferákova V., Holub J. et al. Červená kniha ohrožených á vzácnych drugo rostlin a živičichi ČR a SR. Vyšši rostliny. Bratislava, 1999. 456 p.

Conti F., Manzi A., Pedrotti F. Liste rosse regionali delle piante d'Italia. Camerino, 1997. 139 p.

Csapody I. Védett növényeink. Budapest, 1982. 347 p.

Landolt E. Plantes protégées de Suisse. Zürich, 1970. 216 p.

Richardson J. B. K. Erythronium L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 28.

Szafer W. Element górski we florze niżu polskiego // Rozpr. wydz. mat.-przyrod. Pol. Acad. Umiej. 1929. T. 60. S. 1--151.

Wierdak S. O ochronie *Erythronium dens-canis* w Ciemierczyncach // Ochrona Przyrody. 1935. T. 15. P. 81--86.

SUMMARY

The distribution, ecological and coenotical conditions of habitats and population structure of a rare species of the European flora, *Erythronium dens-canis* at the eastern limit of its range are studied. In Ukraine *E. dens-canis* occurs mainly in Carpathian Mountains. The lowland population of *E. dens-canis* in Podolia (Opilla) is 120 km remoted from the Carpathian parts of its range. A new locality of the species is found recently in the Central Polesie, 250 km away from the Podolian population. The species inhabits beech forests in Podolia and hornbeam-oak and oak forests in Polesie. The density of lowland populations of *E. dens-canis* is very low at the eastern limit of the range. Recommendations for protection of the species in Ukraine are given.

УДК 581.9 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© **З. И. Адзинба,**[1, 2] **С. М. Читанава**[2]

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ГОРНОГО МАССИВА ХВАМЛИ (ЗАПАДНОЕ ЗАКАВКАЗЬЕ)

Z. I. ADZINBA, S. M. CHITANAVA. SOME PECULIARITIES OF THE FLORA OF KHVAMLI MASSIF (WESTERN TRANSCAUCASIA)

[1] Институт экологии горных территорий
КБНЦ, Нальчик
[2] Институт ботаники АН РА
Сухуми, ул. Гулия, 22

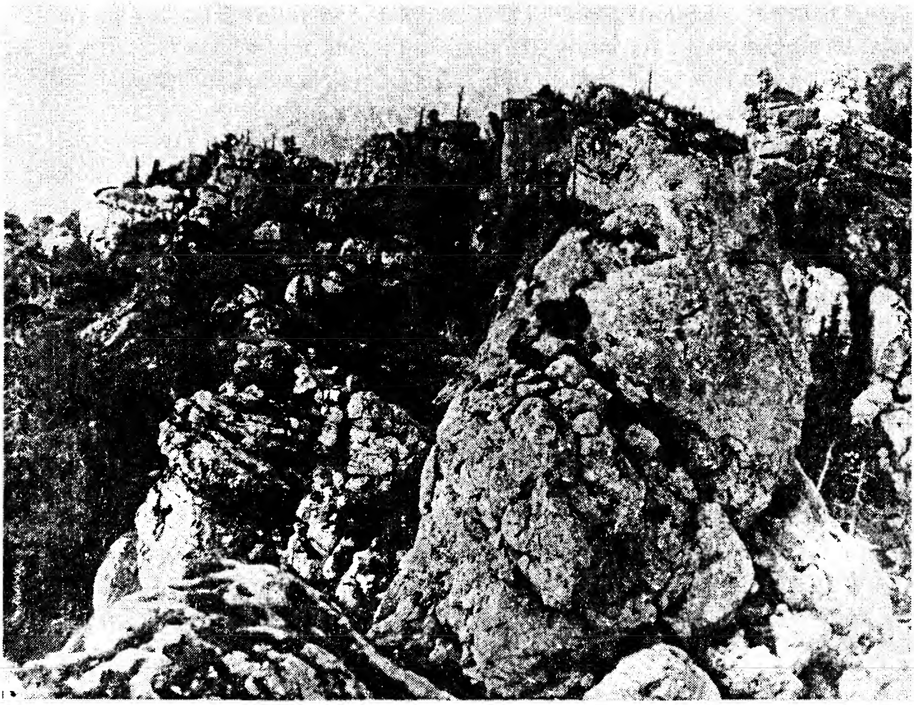
Поступила 24.03.2003

Приведено краткое описание растительности известнякового массива Хвамли (Западное Закавказье, Колхида), дан список видов с указанием экотопов, выявлено новое местонахождение эндемика Колхиды *Polylophium panjutinii*.

Ключевые слова: флора, горный массив Хвамли, Западное Закавказье, Колхида.

Горный массив Хвамли является звеном в цепи известняковых гор Колхиды (Западное Закавказье), тянущихся от горы Фишт до Рачинского хр. Каждый из этих горных районов богат кальцефильными эндемичными видами растений, нередко имеющими крайне стенотопное распространение.

Сведения об особенностях природы массива Хвамли фрагментарны (Сохадзе, Сохадзе, 1959, 1964а, б, 1966; Маруашвили, 1963, 1971; Сохадзе, 1968; Тинтилозов, Маруашвили, 1971), однако они дают некоторое представление об его природных условиях.



Известняковые скалы и крупноглыбовые развалы в пригребневой части массива Хвамли.

Хвамли — это небольшой известняковый массив, часть Лечхумской низкогорной гряды, располагающейся между средними течениями рек Цхенисцкали и Риони. Протяженность массива 10 км при ширине около 7 км. Максимальная высота его — вершина горы Хвамли, достигает 2001 м над ур. м. Массив сложен меловыми известняками. В рельефе он представлен двумя куэстами южного крыла Лечхумской синклинали. Наиболее высокая — южная куэста, северный склон которой пологий, а южный — резко обрывист. Высота обрыва достигает 300 м. На платообразной поверхности южной куэсты и на ее обрывистых склонах ярко представлены различные карстовые формы рельефа: огромные воронки, трещины, провалы, развалы гигантских и мелких известняковых глыб, изъеденных различными карами (см. рисунок). Здесь не отмечены, как на других, более западных известняковых массивах, следы оледенений, что, вероятно, отразилось и на истории формирования флоры и растительности Хвамли.

Климатические условия Хвамли своеобразны. В нижней части массива (в среднегорье) осадков выпадает значительно меньше, чем в других, более западных районах известняковой полосы Колхиды на соответствующем гипсометрическом уровне, особенно в летнее время (Сохадзе, Сохадзе, 1959, 1964б), что, естественно, отражается на растительности, яркое описание которой приведено Е. В. и М. Е. Сохадзе (1959). В дополнение к нему отметим, что здесь довольно высоко, почти до 1600 м, поднимается *Quercus iberica*, а вместе с ним встречаются *Ostrya carpinifolia* и *Ruscus aculeatus*. С высотой климатические различия с расположенными западнее регионами сглаживаются под влиянием более общих циркуляционных процессов атмосферы. Благодаря сочетанию определенных местных метеофакторов и западного переноса влажных воздушных масс с Черного моря здесь в летнее время и в начале осени в верхнелесном и особенно в субальпийском поясе часты туманы и выпадение осадков с резкими кратковременными похолоданиями. Лес здесь типично колхидский, мезофильный, т. е. буковый, однако заметна меньшая встречаемость папоротников и колхидской иглицы, и почти полное отсутствие *Rhododendron ponticum*, который замещается здесь *Rhododendron luteum*. Это связано с относительно малым количеством летних осадков, что четко выражено в таблице внутригодового распределения осадков и на схематическом профиле растительности (Сохадзе, Сохадзе, 1964а). Лесообразующие хвойные породы — *Abies nordmanniana* (пихта кавказская) и *Picea orientalis* (ель восточная) — начинают преобладать в буковом лесу лишь у самой верхней границы леса на высоте около 1850—1900 м над ур. м. Здесь проходит восточная граница ареала пихты в Западном Закавказье. На этой высоте в предвершинной части Хвамли лес кончается и среди нагромождений известняковых глыб встречаются карликовые корявые деревца бука, пихты, ели и сосны вперемешку с кустарниками лавровишни, смородины, рябины, волчеягодника, кизильника, рододендрона желтого, можжевельника. Эти развалы чередуются с небольшими участками разнотравных лугов с *Betonica macrantha*, *Gentiana septemfida*, *Linum hypericifolium*, *Cephalaria gigantea*, *Scabiosa caucasica*, *Campanula rapunculoides* и рядом других видов. В понижениях рельефа и воронках характерны *Ligusticum alatum*, *Senecio cladobotrys*, *S. rombifolius*, *Heracleum colchicum*, *Alchemilla* sp., встречаются участки, сплошь покрытые *Seseli libanotis*. Особо следует отметить виды, произрастающие на слабо задернованных известняковых скалах, глыбах, развалах и осыпях. Растительность этих экотопов лучше сохранилась из-за их труднодоступности, особенно в предвершинной части массива Хвамли, где мы и проводили основные сборы.

Многие из литофильных известняковых эндемиков до исследований этого массива Е. В. Сохадзе (1968) здесь не отмечались. Наши наблюдения показали, что большинство из них имеют здесь массовое распространение. Это относится прежде всего к таким видам, как *Pseudocampanula dzaaku* — представителю монотипного рода, произрастающего близ вершины по трещинам известняка и нередко образующего целые «латки» значительных размеров, *Campanula fonderwisii*, *Kemulariella colchica*. Нередки довольно крупные подушкообразные дернины *Draba ossetica*, в которые иногда вкраплены темно-зеленые розеточки *Pseudocampanula dzaaku*.

Woronowia speciosa представлена на горе Хвамли не в такой массе и не достигает таких крупных размеров, как на известняковых хребтах Абхазии, но на крутых и труднодоступных каменистых склонах сохранились небольшими пятнами, по-видимому, первичные вороновники с участием *Lilium*. На каменистых склонах юго-западного обрыва в предвершинной части горы Хвамли нами обнаружен *Polylophium panjutinii*, типовой экземпляр которого был собран П. С. Панютиным в 1937 г. в Мегрелии на горе Мигария (Шишкин, 1948). Распространение данного вида в Колхиде крайне ограничено. Помимо указанных пунктов сбора он известен на горе Джвари, массиве Асхи и на Накеральском хр. (Манденова, 1984).

Наблюдения, проведенные нами при посещении массива Хвамли, и сборы растений дополнены изучением гербарных фондов Института ботаники АНРА (Сухуми) (SUCH) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и литературными данными. В представленном ниже списке видов отмечены эндемичные общекавказские («+») и североколхидские («*»), преимущественно известняковые виды. Часть из них является крайне стенотопными, составляющими уникальный флористический генофонд. Здесь также сохранились и фрагменты первичных реликтовых ценозов. Все это дает основание считать вершинную часть массива Хвамли ботаническим объектом, заслуживающим тщательной охраны.

Список видов массива Хвамли

Pteridophyta

Aspidiaceae: *Polystichum aculeatum* (L.) Roth — каменистые места в лесу; *P. lonchitis* (L.) Roth — скалы в лесу.

Aspleniaceae: *Asplenium ruta-muraria* L. — скалы в лесу.

Athyriaceae: *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. — скалы в лесу.

Ophioglossaceae: *Botrychium lunaria* (L.) Sw. — субальпийский пояс, затененные скалы.

Gymnosspermae

Cupressaceae: *Juniperus hemisphaerica* C. Presl — в трещинах скал; *J. sabina* L. — в трещинах скал.

Pinaceae: *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach — верхнелесной пояс; *Picea orientalis* (L.) Link — субальпийский пояс, скалы; *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch — субальпийский пояс, скалы.

Taxaceae: *Taxus baccata* L. — каменистые развалы.

Magnoliophyta

Magnoliopsida

Aquifoliaceae: *Ilex colchica* Pojark. — верхнелесной пояс.

Betulaceae: *Betula litwinowii* Doluch. — субальпийский пояс, каменистые места; *Carpinus caucasica* Grossh. — лесной пояс; *Corylus avellana* L. — лесной пояс; *Ostrya carpinifolia* Scop. — дериваты леса.

Boraginaceae: *Symphytum asperum* Lepech. — опушка леса.

Campanulaceae: *Asyneuma campanuloides* (Bieb.) Bornm. — каменистые луга; *Campanula alliariifolia* Willd. — трещины скал и каменистые места; *C. fonderwisii* Albov — в трещинах скал; *C. latifolia* L. — субальпийское высокотравье; *C. rapunculoides* L. — разнотравные каменистые луга; *C. sphaerocarpa* Kolak. — в трещинах скал; *Gadellia lactiflora* (Bieb.) Schulk. — каменистые развалы; *Hemisphaera radchensis* (Char.) Kolak. — скалы и осыпи; *Pseudocampanula dzaaku* (Albov) Kolak. — трещины скал.

Caprifoliaceae: *Lonicera caucasica* Pall. — субальпийские кустарники; *Viburnum lantana* L. — субальпийские кустарники.

Caryophyllaceae: *Cerastium davuricum* Fisch. — разнотравные каменистые луга; *Dianthus cretaceus* Adams — скалы и каменистые места; *Gypsophila tenuifolia* Bieb. — в трещинах скал; *Minuartia verna* (L.) Hiern — в трещинах скал; *Petrorhagia saxifraga* (L.) Link — каменистые места; *Silene saxatilis* Sims — каменистые склоны; *Stellaria nemorum* L. — влажные места.

Celastraceae: +*Euonymus leiophloea* Stev. — субальпийские кустарники.

Cistaceae: **Helianthemum buschii* (Palib.) Juz. — каменистые луга; *H. grandiflorum* (Scop.) DC. — каменистые луга.

Compositae: *Anthemis sosnowskyana* Fed. — каменистые луга; *Aster alpinus* L. — каменистые места; *Centaurea abbreviata* (C. Koch) Hand.-Mazz. — каменистые луга; +*Cicerbita petiolata* (C. Koch) Gagnidze — разнотравные луга; *Cicerbita racemosa* (Willd.) Beauverd — каменистые места; *Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch. — выбитые разнотравные луга; *C. obvallatum* (Bieb.) Fisch. — выбитые разнотравные луга; *Doronicum macrophyllum* Fisch. ex Hornem. — высокотравье; *Gnaphalium sylvaticum* L. — каменистые места; +*Helichrysum polyphyllum* Ledeb. — каменистые луга; +*Kemulariella caucasica* (Willd.) Tamamsch. — каменистые места; **K. colchica* (Albov) Tamamsch. — трещины скал; *Lapsana grandiflora* Bieb. — верхняя опушка леса; +*L. pinnatisecta* (Somm. et Levier) Ter-Chatsch. — верхнелесной пояс; *Leontodon caucasicus* (Bieb.) Fisch. — каменистые луга; *Mycelis muralis* (L.) Dumort. — верхнелесной пояс; +*Psephellus colchicus* Sosn. — каменистые луга; *Pyrethrum macrophyllum* (Waldst. et Kit.) Willd. — каменистые луга; **Senecio cladobotrys* Ledeb. — высокотравье; *S. rhombifolius* (Willd.) Sch. Bip. — высокотравье; *Solidago caucasica* Kem.-Nath. — разнотравные луга.

Convolvulaceae: *Calystegia sylvestris* (Willd.) Roem. et Schult. — субальпийские кустарники; *Convolvulus arvensis* L. — каменистые места.

Cornaceae: +*Swida koenigii* (Schneid.) Pojark. ex Grossh. — верхнелесной пояс.

Crassulaceae: *Sedum hispanicum* L. — каменистые места; *S. oppositifolium* Sims — каменистые места; *S. pallidum* Bieb. — каменистые места; *S. stoloniferum* S. G. Gmel. — каменистые места; **Umbilicus oppositifolius* (Ledeb.) Ledeb. — затененные трещины скал.

Cruciferae: **Arabis nordmanniana* Rupr. — каменистые места; +*Cardamine pectinata* Pall. ex DC. — верхнелесной пояс; **Draba ossetica* (Rupr.) Somm. et Livier — трещины скал; *D. siliquosa* Bieb. — трещины скал; +*Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) N. Busch — верхнелесной пояс.

Dipsacaceae: *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr. — разнотравные луга; *Knautia montana* (Bieb.) DC. — разнотравные луга; *Scabiosa caucasica* Bieb. — каменистые разнотравные луга; **S. colchica* Stev. — каменистые разнотравные луга.

Ericaceae: *Arctostaphylos caucasica* Lipsch. — каменистые развалы; *Rhododendron luteum* Sweet — субальпийские кустарники; +*Vaccinium arctostaphylos* L. — субальпийские кустарники; *V. myrtillus* L. — субальпийские кустарники.

Euphorbiaceae: **Euphorbia glaberrima* C. Koch — каменистые места; *E. macroceras* Fisch. et Mey. — верхнелесной пояс.

Fagaceae: *Fagus orientalis* Lipsky — верхнелесной пояс; *Quercus iberica* Stev. — лесной пояс (запись).

Gentianaceae: *Gentiana angulosa* Bieb. — каменистые луга; *G. caucasica* Bieb. — разнотравные луга; **G. kolakowskyi* Doluch. — каменистые луга; *G. septemfida* Pall. — разнотравные луга; +*Swertia iberica* L. — разнотравные каменистые луга.

Geraniaceae: *Geranium gracile* Ledeb. — верхнелесной пояс; *G. sylvaticum* L. — каменистые луга.

Grossulariaceae: *Ribes alpinum* L. — субальпийские кустарники; *R. caucasicum* Bieb. — субальпийские кустарники.

Hypericaceae: *+Hypericum caucasicum* (Woronow) Gorschk. — высокотравье.

Labiatae: *Betonica macrantha* C. Koch — разнотравные луга; *Calamintha grandiflora* (L.) Moench — верхнелесной пояс; *Clinopodium vulgare* L. — каменистые места; *Origanum vulgare* L. — каменистые места; *Scutellaria altissima* L. — разнотравные луга; *Teucrium chamaedrys* L. — верхнелесной пояс; *Thymus caucasicus* Willd. — каменистые места.

Linaceae: *Linum hypericifolium* Salisb. — разнотравные луга; *L. tenuifolium* L. — верхнелесной пояс.

Onagraceae: *Circaea alpina* L. — трещины скал в верхнелесном поясе; *C. lutetiana* L. — верхнелесной пояс; *Epilobium lanceolatum* Seb. et Mauri — высокотравье; *E. montanum* L. — высокотравье.

Orobanchaceae: *Orobanche alba* Steph. — верхнелесной пояс; *O. owerinii* (G. Beck) G. Beck — каменистые луга; *O. vulgaris* Poir. — высокотравье.

Paeoniaceae: *+Paeonia wittmanniana* Hartwiss — каменистые развалы.

Papaveraceae: *Papaver oreophilum* Rupr. — каменистые места.

Papilionaceae: *Anthyllis boissieri* (Sagor.) Grossh. — каменистые места; *Lotus caucasicus* Kuprian. ex Juz. — каменистые луга; *+Lupinaster polyphyllus* (C. A. Mey.) Latsch. — трещины скал; *Medicago lupulina* L. — каменистые места; *Trifolium canescens* Willd. — разнотравные луга; *T. pratense* L. — разнотравные луга; *Vicia grossheimii* Ekvtim. — каменистые луга.

Polygalaceae: *Polygala caucasica* Rupr. — разнотравные каменистые луга.

Polygonaceae: *Polygonum carneum* C. Koch — разнотравные каменистые луга; *Rumex conglomeratus* Murr. — верхняя опушка леса.

Primulaceae: *Primula farinosa* L. — каменистые места.

Pyrolaceae: *Pyrola media* Swartz — каменистые места.

Ranunculaceae: *Ranunculus buhsei* Boiss. — высокотравье, влажные места; +*R. cappadocicus* Willd. — разнотравные луга; *Thalictrum foetidum* L. — каменистые места; *Trollius ranunculinus* (Smith) Stearn — влажные места.

Rhamnaceae: *+Rhamnus imeretina* Booth — субальпийские кустарники.

Rosaceae: *Alchemilla acutiloba* Steven — разнотравные луга; *A. sericata* Reichenb. ex Bus. — каменистые места; *A. sericea* Willd. — каменистые места; *Aruncus vulgaris* Rafin. — верхнелесной пояс; *Cotoneaster integerrimus* Medik. — верхнелесной пояс; *Laurocerasus officinalis* M. Roem. — субальпийские кустарники; *Mespilus germanica* L. — верхнелесной пояс; *+Potentilla elatior* Willd. ex Schlecht. — разнотравные луга; +*P. oweriniana* Boiss. — каменистые места; *Rubus caucasicus* Focke — субальпийские кустарники; *R. saxatilis* L. — каменистые места; **Sorbus migarica* Zinserl. — субальпийские кустарники; +*S. velutina* (Albov) Schneid. — субальпийские кустарники; **Woronowia speciosa* (Albov) Juz. — скалы и каменистые места.

Rubiaceae: *Galium mollugo* L. — каменистые места; *G. valantioides* Bieb. — каменистые места.

Salicaceae: *Salix alba* L. — каменистые развалы; *S. caprea* L. — каменистые развалы.

Santalaceae: *Thesium arvense* Horvatovszky — разнотравные луга.

Saxifragaceae: +*Saxifraga coriifolia* (Somm. et Levier) Grossh. — каменистые места; *S. cymbalaria* L. — влажные места; **S. scleropoda* Somm. et Levier — трещины известняковых скал; *S. sibirica* L. — каменистые места.

Scrophulariaceae: **Digitalis schischkinii* Ivanina — высокотравье; *Euphrasia petiolaris* Wettst. — каменистые места; *Pedicularis condensata* Bieb. — каменистые луга; *Rhinanthus subulatus* (Chabert) Soó — разнотравные луга; *Rhynchocorys elephas* (L.) Griseb. — разнотравные луга; *Scrophularia nodosa* L. — каменистые места; *Veronica gentianoides* Vahl — разнотравные луга; *V. magna* M. Fisch. — верхнелесной пояс.

Thymelaeaceae: +*Daphne albowiana* Woronow ex Pobed. — верхнелесной пояс и субальпийские кустарники.

Umbelliferae: *Astrantia maxima* Pall. — каменистые места; *A. trifida* Hoffm. — каменистые луга; *Bupleurum polyphyllum* Ledeb. — разнотравные луга; *Chaerophyllum angelicifolium* Bieb. — каменистые луга; *C. aureum* L. — каменистые луга; *Heracleum colchicum* Lipsky — высокотравье; *Ligusticum alatum* (Bieb.) Spreng. — разнотравные, каменистые луга; **Polylophium panjutinii* Mand. et Schischk. — каменистые склоны; *Sanicula europaea* L. — верхнелесной пояс.

Urticaceae: *Urtica dioica* L. — верхняя опушка леса.

Valerianaceae: **Valeriana alliariifolia* Adams — разнотравные, каменистые луга; **V. jelenevskyi* P. Smirn. — каменистые места.

Violaceae: *Viola biflora* — каменистые места.

Liliopsida

Cyperaceae: +*Carex pontica* Albov — каменистые склоны.

Gramineae: *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. — разнотравные, каменистые луга; *B. sylvaticum* (Huds.) Beauv. — разнотравные луга; *Briza elatior* Sibth. et Smith — разнотравные луга; *Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub — разнотравные луга; *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth — разнотравные луга; *Cynosurus cristatus* L. — разнотравные луга; *Dactylis glomerata* L. — разнотравные луга; *Elymus caninus* (L.) L. — разнотравные луга; +*Festuca djimilensis* Boiss. et Bal. — разнотравные луга; *F. drymeja* Mert. et Koch — разнотравные луга; *F. gigantea* (L.) Vill. — разнотравные луга; *F. ruprechtii* (Boiss.) V. Krecz. et Bobr. — трещины скал; *F. varia* Haenke — разнотравные луга; *Helictotrichon adzharicum* (Albov) Grossh. — разнотравные луга; *H. pubescens* (Huds.) Pilg. — каменистые места; *Lolium loliaceum* (Bory et Chaub.) Hand.-Mazz. — поляны среди леса; *Melica nutans* L. — каменистые места; *M. uniflora* Retz. — затененные каменистые места; +*Milium schmidtianum* C. Koch — разнотравные луга; *Phleum alpinum* L. — разнотравные луга; *P. pratense* L. — разнотравные луга; *Poa alpina* L. — каменистые места; *P. nemorosa* L. — разнотравные луга; *P. pratensis* L. — разнотравные луга; *Trisetum flavescens* (L.) Beauv. — разнотравные луга.

Liliaceae: +*Convallaria transcaucasica* Utkin ex Grossh. — разнотравные, каменистые луга; *Lilium kesselringianum* Miscz. — каменистые склоны; +*Paris incompleta* Bieb. — верхнелесной пояс; *Polygonatum glaberrimum* C. Koch — каменистые места; *P. verticillatum* (L.) All. — каменистые места.

Orchidaceae: *Dactylorhiza caucasica* (Klinge) Soó — каменистые влажные места; *D. lancibracteata* (C. Koch) Renz — каменистые места; *Epipactis helleborine* (L.) Crantz — верхняя лесная опушка; *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. — каменистые луга.

+*Ruscaceae*: *Ruscus aculeatus* L. — верхнелесной пояс и его дериваты; *R. colchicus* P. Yeo — верхнелесной пояс.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Манденова И. П. Семейство *Umbelliferae* // Флора Грузии. Тбилиси, 1984. Т. 9. С. 128—326.

Маруашвили Л. И. Опыт географической и спелеологической характеристики карстовой полосы Западной Грузии // Пещеры Грузии. Тбилиси, 1963. Т. 1. С. 5—23.

Маруашвили Л. И. Центральный Кавказ // Геоморфология Грузии. Тбилиси, 1971. С. 172—235.

Сохадзе Е. В. Ботанико-географический очерк известняковых гор Западной Грузии. Тбилиси, 1968. 137 с.

Сохадзе Е. В., *Сохадзе М. Е.* О растительном покрове Лечхуми // Тр. Ин-та геогр. им. Вахушти. Тбилиси, 1959. Т. 12. С. 183—195.

Сохадзе Е. В., *Сохадзе М. Е.* К ботанико-географической характеристике горной части известняков Западной Грузии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964а. Т. 19. С. 121—129.

Сохадзе Е. В., *Сохадзе М. Е.* К ботанико-географической характеристике известняковых массивов Мигария и Гауча (Мегрелия) // Тр. Ин-та геогр. им. Вахушти. Тбилиси, 1964б. Т. 20. С. 105—118.

Сохадзе Е. В., *Сохадзе М. Е.* О снижении высокогорной растительности в известняково-карстовых районах Западной Грузии // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. М.; Л., 1966. С. 113—116.

Тинтилозов З. К., *Маруашвили Л. И.* Карстовый и псевдокарстовый рельеф // Геоморфология Грузии. Тбилиси, 1971. С. 466—477.

Шишкин Б. К. Два новых вида из семейства зонтичных // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 3. С. 315—319.

SUMMARY

A brief description of the calcareous massif Khvamli (Western Transcaucasia, Colchis) is given, a list of species is presented with indication of the ecotopes. A new locality of *Polylophium panjutinii*, the endemic of Colchis, is recorded.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9

© М. А. Березуцкий,[1] И. В. Скворцова,[1] А. П. Сухоруков[2]

НОВЫЕ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ В ЛИПЕЦКОЙ, ТАМБОВСКОЙ И САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТЯХ И ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕЙ РОССИИ

M. A. BERESUTSKY, I. V. SKVORTSOVA, A. P. SUKHORUKOV.
ADVENTIVE SPECIES NEW TO LIPETSK, TAMBOV AND SARATOV REGIONS, AND THEIR DISTRIBUTION IN THE MIDDLE RUSSIA

[1] Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
[2] МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет
E-mail: suchor@mail.ru

Поступила 09.10.2002
Окончательный вариант получен 09.06.2003

Впервые для флоры Европы приведена *Carex turkestanica*. Для территории Средней России впервые указаны *Petrosedum reflexum* и *Marrubium catariaefolium*, собранные в Саратовской обл. Во флоре Липецкой обл. обнаружено 7 новых видов (*Rumex patientia*, *Amaranthus powellii*, *Erysimum repandum*, *Glycyrrhiza glabra*, *Sideritis montana*, *Galium humifusum*, *Centaurea biebersteinii*), Тамбовской — 3 (*Papaver dubium*, *Caucalis platycarpos*, *Sideritis montana*), в Саратовской — 7 (*Papaver dubium*, *Cardaria pubescens*, *Petrosedum reflexum*, *Rosa rugosa*, *Marrubium catariaefolium*, *Sambucus nigra*, *Artemisia dubia*). Показано, что *Rumex patientia*, *Amaranthus powellii*, *Erysimum repandum*, *Glycyrrhiza glabra* и некоторые другие виды более широко распространены в Средней России, чем было принято считать; для некоторых видов приведены карты ареала в пределах этого региона.

Ключевые слова: флора, Липецкая, Тамбовская и Саратовские области, Средняя Россия.

В настоящее время в отдельных областях Средней России проводится интенсивное исследование адвентивного элемента, что дает не только новый материал, но и убеждает во мнении, что некоторые виды, известные еще десятилетие назад по единичным находкам, в действительности распространены значительно шире. К числу таких расширяющих свой ареал растений могут быть причислены *Rumex patientia* L., *Amaranthus powellii* S. Wats., *Erysimum repandum* L., *Glycyrrhiza glabra* L., *Oenothera villosa* Thunb. (*O. salicifolia* Desf. ex D. Don. fil.), *Chaerophyllum aureum* L., *Galium humifusum* Bieb., *Artemisia dubia* Wall., *Lactuca saligna* L. В настоящей статье указаны новые находки некоторых видов в Центральном и Восточном Черноземье и показано их распространение в пределах всей Средней России.

Carex turkestanica Regel. — Саратовская обл., окрестности г. Саратова, между селами Александровка и Буркин Буерак, ж.-д. насыпь, 19 V и 12 VI 2001, собр. М. Березуцкий, опр. Ю. Е. Алексеев (MW). Новость для флоры Европы. Эта среднеазиатская осока близка к южноевропейско-кавказской *C. liparocarpos* Gaud., но отличается от последней утолщенным и более длинным стеблем, длинными (1—1.3 мм), расщепленными с одной стороны носиками мешочков (Егорова, 1999). В отличие от *C. supina* Willd. ex Wahlenb., относящейся к этой же секции *Lapmrochlaenae* Drej. ex L. H. Bailey и естественно встречающейся в Черноземье по степям.

оба указанных выше вида имеют бурые (а не красные) влагалища в основании побегов, а также опушенные в верхней части мелкими щетинковидными волосками мешочки.

Rumex patientia L. — Липецкая обл., Грязинский р-н, в 2 км севернее ж.-д. ст. Грязи, по ж.-д. полотну, 2 VIII 2002, А. Сухоруков (MW). В наших публикациях мы уже отмечали регулярное нахождение вида у ж.-д. полотна (Сухоруков, 2001a; Березуцкий и др., 2002). Анализируемый сбор представляется нам уже закономерной находкой и не вызывает прежнего интереса, который существовал еще несколько лет назад в связи с первыми сборами этого древнесредиземноморского растения. В настоящее время *R. patientia* вполне обычен, например в Тамбовской обл., не только по ж.-д. полотну, но и на значительном удалении от него, где встречается по вторичным луговинам и рудеральным местообитаниям (MW). Новые местонахождения зафиксированы нами в 2002 г. в Пензенской обл. (MW, LE); в Саратовской обл. существует пока 3 местонахождения, в том числе в г. Саратове (LE, MW), что, по нашему мнению, еще не свидетельствует о редкости (Еленевский и др., 2001). В других областях Средней России коллекторами пока не найден.

Приводим описание *R. patientia*, которое может оказаться полезным для флористов в дополнение к хорошему ключу А. Е. Грабовской (1996) по определению щавелей.

Многолетнее травянистое растение с прямостоячим стеблем до 60(80) см выс. Нижние листья продолговатые, черешковые, до 15—30 см дл., голые. Соцветие очень густое, облиственное в нижней (и иногда в средней) части, пирамидальное, с развитыми боковыми, прижатыми или отстоящими под острым углом ветвями. Внутренние листочки околоцветника при плодах разрастающиеся, при основании глубоко сердцевидные, округлой или широкоовальной формы, 5—9 мм дл., по краю цельнокрайные или чаще в нижней части редко и неглубокозубчатые, все или реже 1—2 листочка с желвачками (рис. 1). Плоды остро трехгранные, 2.5—3 мм дл. Плодоношение: июль.

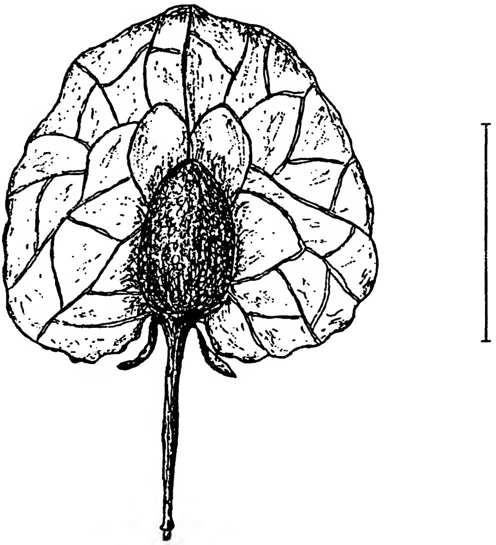


Рис. 1. *Rumex patientia*, листочки околоцветника при плоде (2 внутренних удалены).
Масштабная линейка — 5 мм.

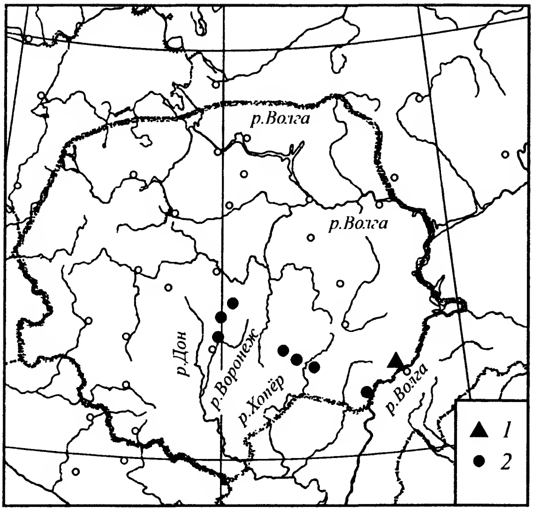


Рис. 2. Распространение *Rumex patientia* в Средней России.
1 — сборы XIX—первой половины XX вв., *2* — новейшие местонахождения.

Габитуально *R. patientia* несколько сходен с *R. confertus* L.; последний хорошо отличается наличием сохраняющейся при плодоношении прикорневой розетки листьев, опушенных с нижней стороны по средней жилке, а также усеченными в основании внутренними (разрастающимися) листочками околоцветника. Отличия *R. patientia* от *R. crispus* L. состоят главным образом в большей (примерно в 2 раза) длине внутренних листочков околоцветника. Распространение *R. patientia* в Средней России показано на рис. 2.

Amaranthus powellii S. Wats. — неоднократно отмечался в Грязинском р-не Липецкой обл., документально зафиксирован в следующих местах: 1) в 3 км севернее ж.-д. ст. Грязи, 2 VIII 2002, А. Сухоруков (MW); 2) ж.-д. платформа 460-й км, по ж.-д. полотну, 4 VIII 2002, А. Сухоруков (LE). Этот североамериканский вид

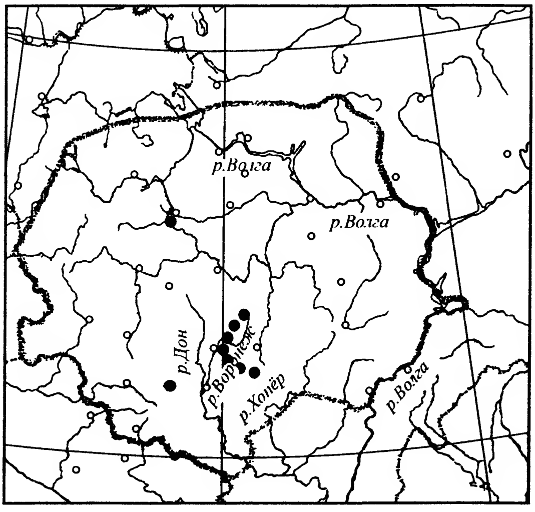


Рис. 3. Распространение *Amaranthus powellii* в Средней России.

успешно натурализовался (как эпекофит) по крайней мере в Центральном Черноземье и нередко вытесняет даже аборигенный *A. retroflexus* L. (рис. 3). Габитуально *A. powellii* хорошо отличается от последнего вида узким и длинным конечным соцветием, а также (как правило) более темной окраской всего растения. Мы предполагаем, что *A. powellii* широко распространен в Восточной Европе и на Кавказе, принимая во внимание его находки в разных частях этих регионов (Сухоруков, Березуцкий, 2000; Цвелёв, 2000; Федорова, 2002). В Средней России он зафиксирован пока в Липецкой (MW, LE), Курской (MW) и Московской (MHA, MW) областях, в западных и южных районах Тамбовской обл. (MW, LE). *A. powellii* довольно обычен не только по железным дорогам, но и в крупных населенных пунктах (например г. Мичуринск, поселки Мордово и Жердевка).

Papaver dubium L. — собран А. Сухоруковым в нескольких местах Первомайского р-на Тамбовской обл. в 2002 г. (MW, LE). Один из первых (и нигде не учтенных) сборов этого вида в Средней России сделан из Саратовской обл.: [Аткарский р-н], посев льна близ Лопуховки, 29 V 1901, собр. Петров, опр. N. Wendt, 1992 (MW). В последние годы этот южно- и среднеевропейский вид отмечается в Средней России все чаще: известны местонахождения из Тамбовской, Московской, Калужской, Тульской, Ивановской, Воронежской областей и Мордовии (рис. 4).

Cardaria pubescens (C. A. Mey.) Jarm. — Саратовская обл., г. Вольск, цементный завод «Комсомолец», ж.-д. насыпь, 30 VI 2002, И. Скворцова, М. Березуцкий (MW). Это второе местонахождение среднеазиатского вида в Средней России, до этого времени он отмечался только 1 раз — в г. Москве (MHA). Данный вид габитуально сходен с *C. draba*, но хорошо отличается от него густо опушенными цветоножками, чашелистиками и плодами.

Erysimum repandum L. — Липецкая обл., Грязинский р-н, ж.-д. платформа 460-й км, по ж.-д. полотну, 4 VIII 2002, А. Сухоруков (MW). Закономерная находка; в западных районах соседней Тамбовской обл. — обычное «железнодорожное» растение. Распространение *E. repandum* в Средней России (Тверская, Московская,

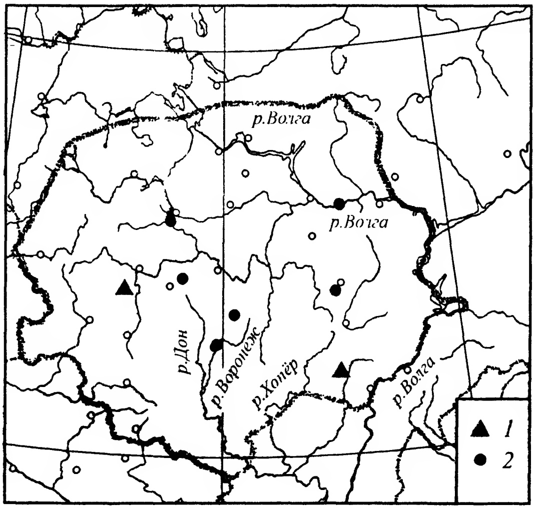


Рис. 4. Распространение *Papaver dubium* в Средней России.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

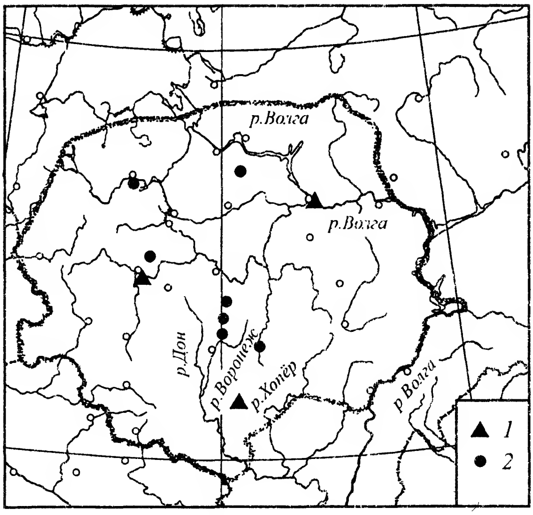


Рис. 5. Распространение *Erysimum repandum* в Средней России.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

Калужская, Нижегородская, Воронежская, Ивановская, Липецкая и Тамбовская области) показано на рис. 5.

Petrosedum reflexum (L.) Grulich (*Sedum reflexum* L.) — Саратовская обл., г. Вольск, окраина городского кладбища, степной каменистый склон, массово, 30 VI 2002, И. Скворцова, М. Березуцкий (MW). Среднеевропейско-скандинавский, большей частью петрофильный вид, замеченный одичавшим (как эргазиофит) во многих районах Восточной Европы (Бялт, 2001). В приведенном местонахождении насчитывается несколько тысяч цветущих и плодоносящих экземпляров. Отдельные особи внедрились в слабонарушенные степные сообщества. Ранее этот вид собирался в ближайших окрестностях г. Саратова (на степном склоне Соколовой горы). Данные находки являются первыми на территории Средней России.

Rosa rugosa Thunb. — Саратовская обл., г. Саратов, ж.-д. ст. Черниха, ж.-д. насыпь, 7 VIII 2002, М. Березуцкий (SARAT). Первая находка на территории области в одичавшем состоянии. Отметим, что этот дальневосточный вид нередко дичает в более гумидных областях; но на крайнем востоке и юго-востоке Средней России тенденции к натурализации практически не проявляет.

Glycyrrhiza glabra L. — Липецкая обл., Грязинский р-н, в 2 км севернее ж.-д. Грязи, по ж.-д. полотну, 4 VIII 2002, А. Сухоруков (MW). Часто встречающееся растение в Центральном и Восточном Черноземье, происходящее из более южных степных и полупустынных регионов, нередко образует большие клоны вследствие вегетативного размножения (корневищами). В нечерноземной зоне вид встречается заметно реже, но известен из многих областей. Примечательно, что и в пределах естественного ареала *G. glabra* нередко переходит на нарушенные экотопы.

Chaerophyllum aureum L. — Саратовская обл., г. Саратов, ж.-д. ст. Саратов-2, полоса отчуждения железной дороги, 1 VI 2002, М. Березуцкий (MW). Этот кавказский вид был ранее известен из Московской, Тамбовской и Тверской областей (рис. 6). В Московской и Тамбовской областях *C. aureum* закрепляется в местах за-

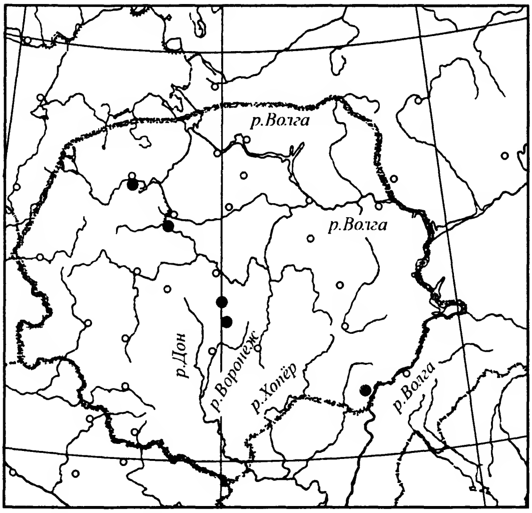


Рис. 6. Распространение *Chaerophyllum aureum* в Средней России.

носа и способен формировать большие заросли (Сухоруков, 2001б), образуя монодоминантные сообщества. Габитуально несколько сходен с также заносным среднеевропейским *C. hirsutum* L.; последний вид имеет реснитчатые лепестки (нередко розового цвета), а также менее опушенные листья (у *C. aureum* лепестки голые, всегда белого цвета; опушение на листьях более заметное, отстоящее).

Caucalis platycarpos L. — Тамбовская обл., Первомайский р-н, в 0.5 км южнее ж.-д. ст. Хоботово, каменистый субстрат у ж.-д. полотна, 1 экз., 9 VI 2002, А. Сухоруков (MW). Периодически заносящийся в среднюю полосу южностепной полусорный вид. Встречается обычно единичными экземплярами. В Липецкой обл. не отмечен.

Marrubium catariaefolium Desr. — Саратовская обл., Татищевский р-н, ст. Курдюм, дорожная насыпь, 16 VII 2002, М. Березуцкий (LE, MW). Первое местонахождение этого кавказского вида в Средней России. Растения удерживаются в данном пункте в течение нескольких лет, но число особей в популяции сильно колеблется от года к году.

Sideritis montana L. — 1) Тамбовская обл., Петровский р-н, в 2 км южнее ж.-д. ст. Песковатка, по ж.-д. полотну, 1 экз., 4 VIII 2002, А. Сухоруков (MW). 2) Липецкая обл., Грязинский р-н, в 1.5 км севернее ж.-д. платформы 460-й км (в 500 м от границы с Петровским р-ном Тамбовской обл.), по ж.-д. полотну, 1 экз., 4 VIII 2002, А. Сухоруков (MW). Редкое в северной половине черноземной зоны и в Нечерноземье заносное растение древнесредиземноморского происхождения; северная граница его сплошного ареала проходит по югу Саратовской, Воронежской и Белгородской областей.

Galium humifusum Bieb. — Липецкая обл., Грязинский р-н, в 2.5 км севернее ж.-д. ст. Грязи, по откосу ж.-д. полотна, 4 VIII 2002, А. Сухоруков (MW). Дикорастущее и массовое в степной зоне растение. Ранее в Липецкой обл. не отмечалось (Флора..., 1996). В предыдущие годы *G. humifusum* несколько раз собирался А. Сухоруковым и в Тамбовской обл. (MW, LE), где по крайней мере в одном местонахождении (ст. Умет) удерживается не менее 5 лет.

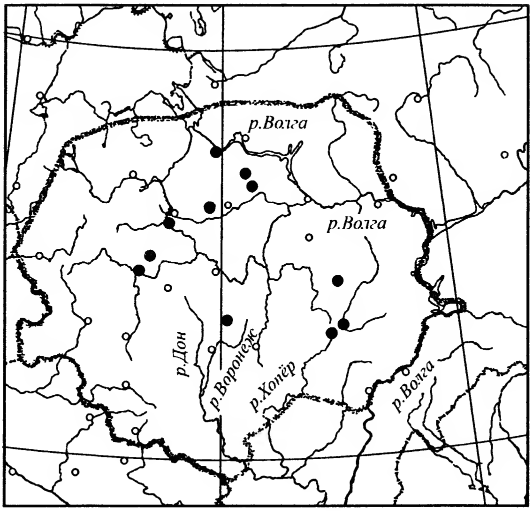


Рис. 7. Распространение *Artemisia dubia* в Средней России.

Sambucus nigra L. — Саратовская обл., Татищевский р-н, окр. с. Вязовка, остепненная дубрава, 10 VI 2001, М. Березуцкий (SARAT). Популяция представлена несколькими разновозрастными экземплярами. Вероятно, диаспоры вида были занесены в этот пункт птицами из Вязовского дендрария.

Artemisia dubia Wall. — Саратовская обл., Вольский р-н, г. Вольск, цементный завод «Комсомолец», ж.-д. насыпь, 17 VIII 2002, И. Скворцова, М. Березуцкий (MW). До недавнего времени эта дальневосточная полынь была известна только в нечерноземной зоне, где вполне натурализовалась, однако в последние годы отмечена и в черноземной зоне, в Тамбовской и Пензенской областях (рис. 7).

Centaurea biebersteinii DC. — Липецкая обл., Грязинский р-н, в 2 км севернее ж.-д. ст. Грязи, по ж.-д. полотну на каменистой почве, 4 VIII 2002, А. Сухоруков (MW). В Тамбовской обл. встречается в таких же местообитаниях.

Благодарности

Выражаем благодарность Ю. Е. Алексееву и В. И. Дорофееву за обсуждение отдельных материалов настоящей статьи.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-49816 и 02-04-49748).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березуцкий М. А., *Васюков В. М.*, *Панин А. В.* и др. Флористические находки в Саратовской и Пензенской областях // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 149—153.

Бялт В. В. Сем. *Crassulaceae* // Флора Восточной Европы / Под ред. Н. Н. Цвелёва. СПб., 2001. Т. 10. С. 250—285.

Грабовская А. Е. (*Бородина*) Род *Rumex* L. // Флора Восточной Европы / Под ред. Н. Н. Цвелёва. СПб., 1996. Т. 9. С. 101—119.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., Сент-Луис, 1999. 772 с.

Еленевский А. Г., *Радыгина В. И.*, *Буланый Ю. И.* Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.

Сухоруков А. П. О *Rumex patientia* L. (*Polygonaceae*) в Средней России // Флористич. исслед. в Средней России. Матер. совещ. / Под ред. В. С. Новикова. М., 2001а. С. 151—152.

Сухоруков А. П. Дополнение к флоре Тамбовской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001б. Т. 106. Вып. 2. С. 65—66.

Сухоруков А. П., Березуцкий М. А. Материалы к познанию флоры Средней России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 53—58.

Федорова Т. А. Дополнение к адвентивной флоре Западного Закавказья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 61—62.

Флора Липецкой области / К. И. Александрова, М. В. Казакова, В. С. Новиков, Н. А. Ржевуская, В. Н. Тихомиров. М., 1996. 376 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

SUMMARY

Carex turkestanica is for the first time recorded for Europe, *Petrosedum reflexum* and *Marrubium catariaefolium* for the Middle Russia (Saratov Region). 7 species are new to Lipetsk Region (*Rumex patientia*, *Amaranthus powellii*, *Erysimum repandum*, *Glycyrrhiza glabra*, *Sideritis montana*, *Galium humifusum*, *Centaurea biebersteinii*); 3 species new to Tambov Region (*Papaver dubium*, *Caucalis platycarpos*, *Sideritis montana*); 7 species new to Saratov Region (*Papaver dubium*, *Cardaria pubescens*, *Pertosedum reflexum*, *Rosa rugosa*, *Marribium catariaefolium*, *Sambucus nigra*, *Artemisia dubia*). *Rumex patientia*, *Amaranthus powellii*, *Erysimum repandum*, *Glycyrrhiza glabra* are proved to be wider distributed in the Middle Russia than it has been generally assumed. Maps of distribution are given for these four species.

УДК 581.9(470.51) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© О. Г. Баранова

НОВЫЕ ДЛЯ УДМУРТИИ ВИДЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

O. G. BARANOVA. FLOWERING PLANT SPECIES NEW TO UDMURTIA

Удмуртский государственный университет
426034 Ижевск, ул. Университетская, 1
E-mail: ob@uni.udm.ru
Поступила 22.04.2003

Сообщается о местонахождениях 7 новых для Удмуртии аборигенных видов растений.
Ключевые слова: аборигенные виды, флора Удмуртии.

Исследования двух последних лет аборигенной флоры Удмуртии позволили выявить для этой территории 7 новых видов, перечень которых приводится ниже. Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). Образцы указанных выше видов растений хранятся в Гербарии кафедры ботаники и экологии растений Удмуртского университета (UDU). Дублетные образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) в г. С.-Петербурге.

Carex buxbaumii Wahlenb. — Алнашский р-н, в 5 км северо-восточнее д. Байтеряково (56°05′ с. ш., 52°28′ в. д.), на низинном болоте в пойме р. Таймы, 8 VI 2001, О. Баранова, А. Пузырев. Через 10 дней было обнаружено еще 2 местонахождения в подобном местообитании (в 1.5 и 3.5 км южнее с. Алнаши) (56°10′ с. ш., 52°29′ в. д.).

Данные местонахождения являются самыми северными в Вятско-Камском междуречье (ВКМ), ранее на этой территории был известен только в Республике Татарстан (Баранова, 2000; Сосудистые..., 2000).

Carex ornithopoda Willd. — Глазовский р-н, в 2 км юго-восточнее д. Заболотное (58°07′ с. ш., 52°53′ в. д.), лесное переходное болото, 15 VII 2002, О. Баранова.

Европейский вид, крайне редкий на востоке европейской части России (Егорова, 1999). На территории ВКМ это третье местонахождение (Овеснов, 1997; Баранова, 2000).

C. supina Willd. ex Wahlenb. — Граховский р-н, в 200 м юго-восточнее д. Ст. Игра (55°55′ с. ш., 52°08′ в. д.), сосновый лес по коренному берегу р. Юраш. 1 VIII 2001, О. Баранова.

Вид, тяготеющий к лесостепным районам (Егорова, 1999); на территории Вятско-Камского междуречья отмечался только в северо-восточных районах Республики Татарстан (Баранова, 2000; Сосудистые..., 2000).

Hypericum elegans Steph. ex Willd. — Алнашский р-н, в 5 км южнее д. Муважи (55°59′ с. ш., 52°41′ в. д.), остепненный луг на крутом склоне коренного берега р. Иж. 21 VI 2002, О. Баранова.

Лесостепной вид, приуроченный к выходам известняков и обычный в травянистых сообществах лесостепной зоны. На территории ВКМ по известнякам в Кировской обл. заходит далеко на север, в отличие от Удмуртии и северо-востока Республики Татарстан, где встречается только на остепненных лугах (Баранова, 2000; Сосудистые..., 2000).

Melica altissima L. — Киясовский р-н, в 5 км северо-восточнее д. Ст. Салья (56°12′ с. ш., 53°11′ в. д.), остепненная опушка липового леса в пойме р. Кырыкмас. 30 VII 2002, О. Баранова, С. Мизирева.

Довольно редкий в нечерноземной полосе России вид, впервые отмечаемый в ВКМ. В сопредельных регионах найден на территории Пермской обл., Республиках Татарстан и Башкортостан, но в более южных местонахождениях (Определитель..., 1988; Овеснов, 1997; Сосудистые..., 2000).

Orchis militaris L. — г. Ижевск, район лесозавода (56°50′ с. ш., 53°07′ в. д.). Один экземпляр этого растения в июне 2002 г. был собран студентами УдГУ (А. Сатарова, И. Логинова, Л. Гилемханова) и обнаружен нами в гербарии среди видов рода *Dactylorhiza*. Редкий вид на территории России, занесенный в Красную книгу РСФСР (1988), очень редок и на всей территории ВКМ (Овеснов, 1997; Баранова, 2000; Тарасова, 2003).

Это растение ранее указывалось для территории Удмуртии (Ефимова, 1972), но весь имеющийся гербарный материал нами переопределен и отнесен к видам рода *Dactylorhiza*.

Senecio nemorensis L. — Алнашский р-н, в 4 км северо-западнее д. Муважи (56°03′ с. ш., 52°37′ в. д.), склон коренного берега р. Малая Уга с елово-пихтовым лесом, 21 VI 2002, О. Баранова.

Этот вид нами впервые был найден также и в Республике Татарстан (Баранова и др., 2000; Баранова, 2002), в 15 км восточнее новой точки в Удмуртии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г. Картосхемы распространения редких растений в Вятско-Камском междуречье. Ижевск, 2000. 182 с.

Баранова О. Г., Рогова Т. В., Бакин О. В. Флористические находки в Республике Татарстан, Россия // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 148—152.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., Сент-Луис, 1999. 772 с.

Ефимова Т. П. Определитель растений Удмуртии. Ижевск, 1972. 224 с.

Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 590 с.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. Ч. 1. 316 с.

Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с.

Тарасова Е. М. Новые и редкие для г. Кирова и Кировской обл. виды сосудистых растений // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 2. С. 113—123.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Records of 7 aboriginal flowering plants species new to Udmurtia are reported.

УДК 581.9(470.53) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 3

© П. В. Куликов

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

P. V. KULIKOV. FLORISTIC RECORDS FROM THE SOUTHERN URALS (CHELYABINSK REGION)

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила 22.05.2003

Приведены сведения о находках 55 новых и редких для Челябинской обл. видов сосудистых растений и 3 межвидовых гибридов. Эти данные существенно уточняют картину распространения и границы ареалов ряда редких видов на Южном Урале. 22 вида и 2 межвидовых гибрида приводятся для области впервые, в том числе 5 видов и 1 гибрид — для Южного Урала в целом.

Ключевые слова: флористические находки, Южный Урал, Челябинская область.

Флористическая изученность Урала в настоящее время значительно уступает не только относительно хорошо исследованным центральным и северо-западным областям Европейской России, но и многим районам Южной Сибири. Наименее изученной в регионе остается территория Южного Урала в пределах Челябинской обл., для которой до сих пор не имеется опубликованного сколько-нибудь удовлетворительного флористического списка. Проведенные нами в 2000—2002 гг. полевые исследования на территории различных районов области (а также сопредельных районов Республики Башкортостан) дали немало новых сведений о распространении ряда редких и новых для данной территории видов. Наиболее интересные из этих находок приведены в данной статье. Названия растений указаны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995). Во всех случаях, где это не указано особо, коллектором является автор статьи. Звездочкой (*) отмечены виды, ранее не приводившиеся для Челябинской области. Гербарные материалы хранятся в Гербарии Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН (SVER), дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Equisetum ramosissimum Desf. Варненский р-н, в 3 км к юго-востоку от с. Алексеевка, левый берег р. Тогузак, на крутом песчаном береговом откосе, 12 IX 2002. Редкий на Южном Урале степной вид. В Челябинской области ранее был известен в Троицком р-не по р. Уй (Куликов, 2000) и в Карталинском р-не по р. Карагайлы-Аят у с. Варшавка (сбор Л. В. Рязановой в Гербарии Челябинского государственного педагогического университета (ЧГПУ)).

**Cystopteris dickieana* R. Sim. Территория, подчиненная г. Златоусту, вершинное плато хр. Уреньга, к югу от горы Первая Сопка, скалы среди елового редколесья, 4 IX 2000. Гипоарктоальпийский скальный вид, лишь в самое недавнее время обнаруженный на Южном Урале. Наиболее южные на Урале достоверно известные ранее местонахождения расположены на севере Пермской обл. (Овеснов, 1997). Однако недавно этот вид был обнаружен значительно южнее — на территории Курганской обл. в непосредственной близости от границ Свердловской и Челябинской областей — на р. Синаре у с. Зырянка (Науменко, Иваненко, 1999), а также на скалах по р. Белой в Бурзянском, Кугарчинском и Мелеузовском районах Республики Башкортостан (Мулдашев, 2003). Таким образом, *C. dickieana* представлен на Южном Урале единичными разрозненными местонахождениями, очевидно, имеющими реликтовый характер и свидетельствующими о прежнем более широком распространении вида.

Woodsia gracilis (Lawson) Butters. Собран там же, где и предыдущий вид, 4 IX 2000. Редкий гибридогенный вид, на территории России обнаруженный на Южном Урале (Шмаков, 1999) и в Карелии (Кучеров и др., 1998). К нему относятся все прежние указания о находках *W. alpina* (Bolt.) S. F. Gray на территории области — в окрестностях г. Кыштыма и в Ильменском заповеднике (Korshinsky, 1898; Крылов, 1927; Дорогостайская, 1961). Ранее *W. gracilis* был собран в Саткинском р-не в окрестностях оз. Зюраткуль и в Верхнеуральском р-не близ оз. Бол. Бугодак (Куликов, 2000).

Asplenium viride Huds. Территория, подчиненная г. Златоусту, хр. Уреньга, близ вершины горы Первая Сопка, на скалах, 4 IX 2000. Очень редкий на Южном Урале бореальный скальный вид. На территории области ранее был известен на скалах по р. Сим и у подножия хр. Таганай, а также в Карагайском бору (Гусев, 1933).

**Potamogeton trichoides* Cham. et Schlecht. Верхнеуральский р-н, в 4 км к западу от пос. Карагайский, близ водохранилища на р. Урляда, в придорожном водоеме, 8 VIII 2002. Редкий вид, прежде не приводившийся для области. Ранее был собран нами в окрестностях г. Челябинска («Сосновский р-н, р. Миасс 1.5 км ниже д. Прохорово, 29 VI 1997» — SVER). Ближайшие известные местонахождения — в Курганской обл. (Науменко, Волков, 2001).

Zannichellia palustris L. Собран совместно с предыдущим видом в первом местонахождении, 8 VIII 2002. Редкий на территории области вид. Ранее отмечался в оз. Большое Миассово на территории Ильменского заповедника (Дорогостайская, 1961), в р. Миасс близ г. Челябинска (Науменко, Волков, 2001), в р. Увелька у с. Коелга Еткульского р-на (сбор А. Я. Козловой в гербарии ЧГПУ) и в водоемах Октябрьского р-на (Рязанова и др., 1998).

**Agrostis korczaginii* Senjan.-Korcz. Саткинский р-н, западный склон хр. Уреньга ниже урочища «Немецкие степи», восточный исток р. Бол Кыл, на галечнике по берегу, 29 VII 2002. Первая находка вида в области и на Южном Урале в целом. Наиболее южные из ранее известных местонахождений (по материалам гербарной коллекции SVER) расположены в окрестностях г. Перми (пос. Усть-Качка) и г. Нижнего Тагила (гора Белая у пос. Уралец), т. е. на 3° широты севернее вышеприведенного.

Crypsis schoenoides (L.) Lam. Варненский р-н, у южной окраины д. Алакамыс, берег солоноватой придорожной мочажины, 18 IX 2000. Довольно редкий галофильный вид степной зоны, обнаруженный на северном пределе распространения. На территории области вид ранее отмечался в музее-заповеднике «Аркаим» (Моисеев, 1998).

Elymus viridiglumis (Nevski) Czer. Саткинский р-н, гора Большой Нургуш (1406 м над ур. м.), южный склон, подгольцовый пояс, каменистый луг (участки луговой растительности, чередующиеся с курумниками), 30 VII 2002. Очень редкий вид с дизъюнктивным западносибирско-уральским ареалом. На территории области известен из нескольких пунктов в лесной и лесостепной зонах (ж.-д. ст. Бердяуш и Хребет, Ильменский заповедник, хр. Вишневые Горы). Описан с территории области (с. Аджитарово Чебаркульского р-на — locus classicus). Обнаруженное местонахождение — первая находка вида в высокогорьях Урала.

Elytrigia intermedia (Host) Nevski. Варненский р-н, около 6 км к юго-востоку от с. Варна по направлению к с. Новопокровка, обочина шоссе, 16 IX 2000. Этот европейский степной вид на территории области (в степной зоне) изредка встречается только в качестве адвентивного растения. Ранее он отмечался нами в окрестностях г. Троицка (Куликов, 2000).

Koeleria sclerophylla P. Smirn. Верхнеуральский р-н, в 6 км к юго-западу от с. Петропавловка, на северо-восточной окраине Карагайского бора, близ вершины сопки 444 м над ур. м., у дома отдыха, 7 VIII 2002. Новое местонахождение довольно редкого поволжско-южноуральского вида, внесенного в «Красную книгу РСФСР» (1988) и намеченного для включения во 2-е издание «Красной книги России» (Варлыгина и др., 2000), расположено на северном пределе распространения вида на Урале.

**Leymus karelinii* (Turcz.) Tzvel. Брединский р-н, правобережье р. Синташты между поселками Бреды и Маяк, у обочины дороги на песчаном участке, 13 V 2000. Редкий вид, находящийся здесь на северном пределе своего распространения, ранее не отмечался в Челябинской обл.

Lolium perenne L. Территория, подчиненная г. Златоусту, шоссе Челябинск—Уфа (142 км), близ вершины перевала через хр. Уреньга по восточному склону, на обочине, 5 IX 2000. Редкий на Урале адвентивный вид. На территории области ранее он отмечался только в Троицком заказнике (Пономарев и др., 1983).

Psathyrostachys hyalantha (Rupr.) Tzvel. Брединский р-н, к югу от пос. Синий Шихан, на северном склоне высоты 406 м над ур. м., участок щебнистой полынной степи, 9 IX 2002. Вторая находка на территории области вида, находящегося здесь на западном пределе распространения. Ранее он отмечался по р. Уй близ г. Троицка (Куликов, 2000).

Carex media R. Br. Саткинский р-н, западный склон хр. Уреньга ниже урочища «Немецкие степи», восточный исток р. Бол. Кыл, на галечнике по берегу, 29 VII 2002. Вторая находка вида в области и третья — на Южном Урале в целом. Ранее он был найден близ пос. Тюлюк в Катав-Ивановском р-не («На вырубке по левому берегу р. Карагайки недалеко от впадения в р. Тюлюк в 2 км восточнее пос. Тюлюк, 22 VI 1975, Е. А. Шурова» — SVER), а также на Карагужинском болоте в Белорецком р-не Республики Башкортостан (Мулдашев, 2003).

Allium praescissum Reichenb. Брединский р-н, около 1 км к юго-западу от пос. Синий Шихан, низкотравный солонцовый типчаково-лишайниковый участок среди типчаково-тырсовой степи, 9 IX 2002. Редкий степной вид, находящийся здесь на северном пределе распространения. Ранее он отмечался на территории музея-заповедника «Аркаим» (Моисеев, 1998).

Asparagus inderiensis Blume ex Ledeb. Брединский р-н, к югу от пос. Синий Шихан, на северном склоне высоты 406 м над ур. м., участок щебнистой полынной степи, 9 IX 2002. Редкий поволжско-казахстанский степной вид на северной границе ареала. Ранее он был известен из немногих пунктов степной зоны области.

Rumex sylvestris (Lam.) Wallr. Около 10 км от г. Златоуста, у подножия восточного склона хр. Уреньга, около 1 км к югу от шоссе Челябинск—Уфа (137 км), у обочины лесной дороги среди молодого березняка, 4 IX 2000. Европейский вид, имеющий здесь восточный предел распространения. На территории области ранее был известен в ряде пунктов Ашинского р-на и у бывшей д. Казаны к юго-западу от г. Златоуста (сбор К. Н. Игошиной, LE).

Camphorosma songorica Bunge. Брединский р-н, в 0.5 км к западу от пос. Синий Шихан, участки сухих солонцов у песчаных бугров, 9 IX 2002. Редкий на территории области галофильный вид, находящийся здесь близ северного предела распространения. Ранее отмечался у с. Новинка Кизильского р-на (сбор Д. А. Моисеева, SVER) и в ряде пунктов Октябрьского р-на (Рязанова и др., 1998).

Chenopodium chenopodioides (L.) Aell. Варненский р-н, в 3 км к юго-востоку от с. Варна, у южной окраины болота Бол. Кисена, солонец близ шоссе, 16 IX 2000; тот же р-н, 1.5 км к северу от д. Алакамыс, солончак у озера, 18 IX 2000. Распространение этого галофильного вида на территории области нуждается в более детальном изучении. Ранее он отмечался нами также в лесостепной зоне области (оз. Тишки в Кунашакском р-не, севернее г. Челябинска).

**Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. Варненский р-н, в 1.5 км к северу от д. Алакамыс, мокрый солончак у озера, 18 IX 2000. Первая находка вида на территории области и наиболее северное местонахождение его на Урале.

Ofaiston monandrum (Pall.) Moq. Варненский р-н, у северной окраины с. Новопокровка, солонцеватый участок у обочины шоссе, 17 IX 2000; там же, в 1.5 км к северу от д. Алакамыс, солончак у озера, 18 IX 2000. Редкий галофильный вид, находящийся здесь на северном пределе распространения. Ранее он обнаруживался на территории музея-заповедника «Аркаим» (Моисеев, 1998).

**Salsola tamariscina* Pall. Брединский р-н, к югу от пос. Синий Шихан, на северном склоне, 406 м над ур. м., в щебнистой степи, 9 IX 2002; там же, около 1 км к северу от пос. Бреды, выходы известняков, 10 IX 2002. Довольно редкий степной вид, имеющий здесь северную границу ареала; впервые обнаружен на территории области.

Suaeda acuminata (C. A. Mey.) Moq. Варненский р-н, в 1.5 км к северу от д. Алакамыс, солончак у озера, 18 IX 2000. Редкий галофильный вид, находящийся здесь на северном пределе распространения.

Dianthus repens Willd. Республика Башкортостан, Учалинский р-н, хр. Нурали, восточный склон, каменистая степь близ вершины, 18 VI 2000 (определение подтверждено М. Л. Кузьминой). На Южном Урале этот азиатский гипоарктический вид ранее приводился для единственного местонахождения — на хр. Зигальга в Белорецком р-не Республики Башкортостан — по сборам В. И. Грубова, сделанным в 1943 г. (Грубов, 1966). Это местонахождение отстоит от ближайших североуральских на 5° широты к югу. На этом же указании основываются данные о произрастании вида на территории Башкирии в ряде более поздних работ (Кучеров и др., 1987; Шурова, 1988). Обнаружить упомянутый гербарный экземпляр среди сборов Грубова с хр. Зигальга в LE и SVER нам не удалось. Не увенчались успехом предпринятые в разные годы нами и А. А. Мулдашевым (личное сообщение) попытки повторно обнаружить этот вид на хр. Зигальга. Приводимое новое местонахождение необычно для вида в том отношении, что он произрастает здесь не в составе высокогорных сообществ (отсутствующих в данном районе), а в петрофитной степи, сохраняя при этом характерную для него и в пределах основного ареала (на Северном, Приполярном и Полярном Урале) тесную связь с выходами ультраосновных (оливиновых) горных пород. Очевидно, в данном местонахождении он является реликтом криоаридных фаз плейстоцена. Весьма примечательна также наша находка растений, сочетающих признаки *D. repens* и *D. versicolor* Fisch. ex Link. («Челябинская обл., территория, подчиненная г. Златоусту, хр. Уреньга, вершина горы Первая Сопка, высота 1150 м над ур. м., горно-тундровый пояс, 23 VII 1999» — LE, SVER) в 30 км к северу от вышеприведенного местонахождения в составе сообществ горно-тундрового пояса. В LE имеются и другие сборы аналогичных растений из того же местонахождения: «in den Bergen Urenga, [1844], Herb. Meinshausen»; «Златоустовский Урал, хр. Уреньга, склон, на вершине горы, пояс россыпей и можжевеловых стлаников, 8 VIII 1940, К. Н. Игошина». Очевидно, наличие гибридной популяции *D. repens* × *D. versicolor* на хр. Уреньга (по-видимому, уникальный случай, так как ареалы этих видов на Урале более нигде не перекрываются) свидетельствует о прежнем более широком распространении *D. repens* на Южном Урале.

**Consolida orientalis* (J. Gay) Schröding. Уйский р-н, с. Петропавловка, у р. Кидыш, на обочине дороги у домов, 7 VIII 2002. Редкий адвентивный вид, ранее не указывавшийся для области.

**Fumaria schleicheri* Soy.-Willem. Кизильский р-н, в 1 км к северу от с. Кизильское, левый берег р. Бол. Кизил у моста, на нарушенном участке берегового склона, 12 VII 2002. Сорный вид степной зоны, ранее не приводившийся для области.

Meniocus linifolius (Steph.) DC. Кизильский р-н, в 1 км к северу от с. Кизильское, левый берег р. Бол. Кизил выше моста, на выходах известняков, 29 V 2002; там же, 3 км к югу от с. Кизильское, выходы известняков на склоне коренного правого берега р. Урал, в щебнистой степи, 30 V 2002; там же, правобережье р. Урал напротив д. Ильинка, каменистая степь над известняковыми скалами, 11 VII 2002. Довольно редкий в области петрофитно-степной вид, находящийся здесь на северном пределе распространения. На территории области ранее был известен в Брединском р-не у пос. Атамановский (Шелль, 1883).

Schivereckia hyperborea (L.) Berkutenko (=*S. podolica* (Bess.) Andrz. ex DC.). Саткинский р-н, гора Большой Нургуш (1406 м над ур. м.), южный склон, подгольцовый пояс, на курумниках среди каменисто-лугового склона, 30 VII 2002. Восточноевропейский петрофитный вид, довольно широко распространенный по скалам вдоль рек в лесной зоне области. Приведенное местонахождение — редкий случай произрастания его в высокогорьях. В субальпийском поясе гор Южного Урала он ранее отмечался на горе Юрма и хр. Уреньга (Игошина, 1966); нами был собран также на горе Большой Шатак в Белорецком р-не Республики Башкортостан.

**Reseda lutea* L. Варненский р-н, у восточной окраины с. Варна, у обочины полевой дороги, 16 IX 2000. Сорный вид степной зоны, широко распространен в Предуралье на территории Республики Башкортостан и Оренбургской обл., но за Урал заходит незначительно и в Зауралье редок (в частности, ранее не приводился для Челябинской обл.), а в Сибири не встречается. Приведенное местонахождение находится на восточном пределе распространения вида.

Saxifraga spinulosa Adams. Около 20 км к юго-западу от г. Миасса, между селами Архангельское и Верх. Иремель, каменистая степь на вершине сопки, 16 VI 2000. Саткинский р-н, гора Большой Нургуш (1406 м над ур. м.), южный склон, подгольцовый пояс, на курумниках среди каменисто-лугового склона, 30 VII 2002. Петрофитно-степной реликтовый вид южносибирского происхождения, изредка встречающийся в полосе горной лесостепи восточного склона Южного Урала (главным образом на территории Республики Башкортостан). В Челябинской обл. редок и отмечался ранее на скалах по р. Сим, у оз. Зюраткуль и в Верхнеуральском р-не (Игошина, 1966; Куликов, 1998, 2000). В высокогорьях Южного Урала прежде был известен только на хр. Уреньга (Игошина, 1966).

**Alchemilla cymatophylla* Juz. Близ г. Кыштыма, между горами Егозинской и Сугомак, на лесном лугу, 6 VII 2000. Первая находка европейского вида на территории области и на Южном Урале в целом. Ближайшие ранее известные местонахождения расположены в Пермском Предуралье (Овеснов, 1997).

**A. obtusa* Bus. Саткинский р-н, западный склон хр. Уреньга ниже урочища «Немецкие степи», восточный исток р. Бол. Кыл, на галечнике по берегу, 29 VII 2002. Первая находка на территории области довольно редкого на Урале западноевразиатского гипоаркто-монтанного вида. На Южном Урале он ранее указывался для горы Малый Иремель (Игошина, 1966); нами был обнаружен близ Иремельского массива у подножия хр. Аваляк (Белорецкий р-н Республики Башкортостан).

**Potentilla agrimonioides* Bieb. Верхнеуральский р-н, в 3 км к северо-востоку от пос. Вятский, гора Синяя (738 м над ур. м.), верхняя часть северного склона, на мшистых камнях среди каменистой степи, 13 VII 1999. Весьма редкий на Урале реликтовый петрофитно-степной вид, впервые приводимый для Челябинской обл. Остальные уральские местонахождения расположены в горной лесостепи восточного склона Южного Урала в пределах Республики Башкортостан (Учалинский, Абзелиловский и Баймакский р-ны). Эта лапчатка была обнаружена нами также в центральной горно-лесной части Южного Урала: «Республика Башкортостан, Белорецкий р-н, хр. Аваляк, 5 км к юго-востоку от седловины между горами Большой и Малый Иремель, у дороги в д. Байсакалово, около 1100 над ур. м., на скалах, 8 VII 1999»; в том же местонахождении была собрана ранее Л. Н. Тюлиной вместе с *P. sericea* L., с которой произрастает здесь совместно: «Южный Урал, хр. Аваляк, скала на вершине сопки против горы Большой Иремель и верховьев р. Тыгын, обнажение со степною растительностью в зоне лиственницы и ели, 28 VII 192. Л. Н. Тюлина» (LE). По-видимому, на этом экземпляре основаны указания для хр. Аваляк очень редкой на Урале *P. eversmanniana* Fisch. ex Ledeb. (Горчаковский, 1969; Мулдашев, 1985; Кучеров и др., 1987), внесенной в «Красную книгу РСФСР» (1988). В действительности *P. eversmanniana* достоверно известна на Урале только в бассейне р. Большой Ик (на границе Зианчуринского р-на Республики Башкортостан и Саракташского р-на Оренбургской обл.) и в окрестностях г. Баймак, а все сведения о находках этого вида в более северных районах относятся к *P. agrimonioides*.

**P. gelida* C. A. Mey. Саткинский р-н, гора Большой Нургуш (1406 м над ур. м.), западный склон северо-восточного отрога, нижняя часть горно-тундрового пояса, на манжетково-разнотравной лужайке, 28 VII 2002. Первая находка азиатского арктоальпийского вида на территории области. На Южном Урале он ранее был обнаружен только на Иремельском массиве: «Оренбургская губерния, вершина горы Иремель, 15 VII 1893, Д. И. Литвинов» (LE); «Южный Урал, вершина горы Большой Иремель, северное подножие скалистого останца, фрагмент осоково-моховой тундры, 8 VII 1985, Е. А. Шурова» (SVER). Ни в одной из имеющихся флористических сводок этот вид не указывается для Южного Урала, в частности в сводках по флоре высокогорий Урала К. Н. Игошиной (1966) и П. Л. Горчаковского (1966). Наиболее южным местонахождением *P. gelida* на Урале считается гора Косьвинский Камень (Северный Урал). В работе С. И. Коржинского (Korzhinsky, 1898) «Tentamen Florae Rossiae Orientalis» экземпляр Д. И. Литвинова с горы Иремель упомянут под названием «*P. maculata* Pourr.», однако бóльшая часть материалов, приведенных Коржинским под этим названием, относится к близкому виду *P. verna* L. (syn. *P. crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch), гораздо более частому в высокогорьях Северного Урала, чем *P. gelida*. По-видимому, на указании Коржинского основано упоминание о произрастании *P. verna* на Южном Урале в новейшей обработке рода *Potentilla* во «Флоре Восточной Европы» (Камелин, 2001). Экземпляры *P. gelida* из приводимого выше местонахождения отличаются от растений с Северного Урала, относящихся к североазиатскому подвиду *P. gelida* subsp. *boreoasiatica* Jurtz. et Kam., более крупными размерами, длинными тупыми зубцами листочков и краснеющими чашелистиками, приближаясь по этим признакам к типовому подвиду, распространенному на Кавказе.

**P. patula* Waldst. et Kit. Кизильский р-н, в 4 км к западу от д. Мартыновка, 0.5 км к югу от горы Острой, в овсецово-типчаково-ковыльной степи, 1 VI 2002; Агаповский р-н, ж.-д. ст. Субутак, у подножия ж.-д. насыпи, 2 VI 2002. Первые находки восточноевропейского степного вида на территории области. По-видимому, приведенные местонахождения расположены на восточном пределе его распространения. Ближайшие ранее известные местонахождения — на территории Оренбургской обл. (Рябинина, 1998; сборы М. С. Князева в SVER).

**Astragalus depauperatus* Ledeb. Кизильский р-н, в 4 км к западу от д. Мартыновка, гора Острая, 2 VI 2002 и 10 VII 2002; там же, в 6 км к востоку от д. Ильинка, гора Длинная, 1 VI 2002 и 10 VII 2002; там же, 1 км к северу от с. Кизильское, известняковые обнажения по левому берегу р. Большой Кизил у моста, 30 V 2002 и 12 VII 2002. Восточноказахстанско-южносибирский петрофитно-степной вид, ранее не приводившийся для Урала. Впервые на Урале экземпляры этого вида были собраны в Оренбургской обл. (на современной территории Оренбургского степного государственного заповедника) и впоследствии правильно определены М. С. Князевым: «Оренбургская обл., Беляевский р-н, около 12 км к юго-западу от совхоза Бурлыкский, 20 V 1990, Н. А. Шевырева, Т. Ю. Коновалова» (MHA, SVER и гербарий Института степи УрО РАН в г. Оренбурге). Обнаруженные нами местонахождения свидетельствуют о том, что по крайней мере в двух разных районах Южного Урала имеются реликтовые фрагменты ареала *A. depauperatus*. Приведенные местонахождения расположены в непосредственной близости от северо-восточной границы ареала близкого поволжско-южноуральского вида *A. helmii* Fisch., ближайшие популяции которого известны выше по течению р. Большой Кизил у ж.-д. ст. Альмухамедово и на горе Чека в 20 км к юго-востоку от с. Кизильское. Возможно, в данном районе имеются популяции растений с промежуточными между этими видами признаками, на вероятность чего указывает наличие в местонахождении у с. Кизильское отдельных растений с признаками, несколько уклоняющимися в сторону *A. helmii*.

**Oxytropis baschkiriensis* Knjasev subsp. *skvortsovii* Knjasev. Верхнеуральский р-н. 7 км к северо-западу от пос. Урлядинский, гора Баксанова (605 м над ур. м.) к западу от оз. Чебачье, каменистая степь на южном склоне, 9 VIII 2002. Первая находка эндемичного для Южного Урала подвида на территории обл. Все ранее известные местонахождения его расположены в горной лесостепи восточного склона Южного Урала в пределах Учалинского р-на Республики Башкортостан. Типовой подвид, ранее ошибочно отождествлявшийся с южносибирским *O. ambigua* (Pall.) DC., распространен в Башкирском Предуралье (на Стерлитамакских шиханах и в ряде других мест) (Князев, 2001).

Vicia nervata Sipl. Саткинский р-н, д. Магнитка, остепненные скальные обнажения правого берега р. Большая Сатка (скала «Пугачева Копань»), 13 VIII 2002. Вторая находка редкого реликтового южносибирского горно-степного вида на территории области. Впервые на Южном Урале он был обнаружен в 1935 г. И. М. Крашенинниковым на хр. Крыкты в Абзелиловском р-не Башкирии и отнесен им к *V. multicaulis* Ledeb. (Крашенинников, 1937; сборы в LE). В 2000 г. он найден нами на р. Верхний Иремель (левый приток р. Миасс) на границе Челябинской обл. и Республики Башкортостан (Князев и др., 2002). Вероятно, к *Vicia nervata* относится указание в «Красной книге Республики Башкортостан» (2001) о произрастании *V. multicaulis* на хр. Северный Крака у с. Серменево Белорецкого р-на Республики Башкортостан

Impatiens uralensis A. Skvorts. Саткинский р-н, в 1.5 км к юго-востоку от места впадения р. Малый Кыл в оз. Зюраткуль (юго-западная оконечность озера), на склоне седловины между горами Лукаш и Большой Нургуш, в сыром вейниковом ельнике, 1 VIII 2002. Вторая находка эндемичного уральского вида на территории области и на Южном Урале в целом. Ранее он отмечался в окрестностях пос. Тюлюк в Катав-Ивановском р-не, у северного подножия Иремельского массива (Шурова, 1983).

Elatine triandra Schkuhr. Саткинский р-н, оз. Зюраткуль, восточный берег южнее мыса Долгий Ельник, в прибрежной полосе и на мелководье, 14 VIII 2002. Вторая находка редкого вида — на территории области и третья — на Южном Урале в целом. Ранее он обнаруживался на берегу городского пруда в г. Миассе (сбор Д. И. Литвинова, LE). Недавно он был найден также на территории Республики Башкортостан (Мулдашев, 2003).

Aulacospermum multifidum (Smith) Meinsh. Саткинский р-н, гора Большой Нургуш (1406 м над ур. м.), южный склон, подгольцовый пояс, каменистый луг (участки луговой растительности, чередующиеся с курумниками), 30 VII 2002. Скально-горно-степной эндемик Урала, весьма редко поднимающийся в высокогорья. В высокогорьях Южного Урала ранее был известен только на горе Большой Шатак в Белорецком р-не Башкирии (Игошина, 1966), указывался также для горы Юрма (Сюзев, 1912).

Bupleurum multinerve DC. Собран там же, где и предыдущий вид, 30 VII 2002. Петрофитно-степной реликтовый вид южносибирского происхождения, большинство уральских местонахождений которого связано с полосой горной лесостепи восточного склона Южного Урала. На Южном Урале в высокогорьях он ранее отмечался только на горе Большой Шатак и хр. Уреньга (Игошина, 1966).

Ferula caspica Bieb. Кизильский р-н, правый берег р. Сухой (левый приток р. Урал) между горами Длинной и Острой, в 5 км к западу от дер. Мартыновка, на остепненных скалах, 1 VI 2002. Редкий на территории области поволжско-казахстанский вид, имеющий здесь северный предел распространения. Ранее отмечался по р. Урал на крайнем юго-западе области и по р. Уй в окрестностях г. Троицка (Куликов, 2000, 2001).

Centaurium uliginosum (Waldst. et Kit.) G. Beck ex Ronn. Варненский р-н, в 1 км к северу от дер. Кинжитай, солончак, 17 IX 2000. Европейский галофильный вид, изолированно от основного ареала встречающийся в Зауралье, где ранее отмечался в Троицком заказнике и в окрестностях г. Челябинска (Куликов, 1998). Приводимое местонахождение — наиболее восточное и наиболее южное в Зауралье.

**Lappula consanguinea* (Fisch. et C. A. Mey.) Guerke. Кизильский р-н, у юго-восточной окраины с. Кизильское на левом берегу р. Урал, на обочине дороги у садовых участков, 13 VII 2002. Редкий сорный вид с недостаточно изученным распространением на Урале, ранее не приводившийся для области.

Pedicularis physocalyx Bunge. Брединский р-н, около 2 км ниже пос. Восход, на склоне правого берега р. Синташты, овсецово-типчаковая степь, 13 V 2000; Кизильский р-н, 3 км к югу от с. Кизильское, выходы известняков на склоне коренного правого берега р. Урал, в щебнистой степи, 15 V 2000; тот же р-н, правый берег р. Худолаз близ впадения его в р. Урал, в щебнистой степи, 16 V 2000. Восточноевропейско-североказахстанско-алтайский петрофитно-степной вид с недостаточно изученным распространением на Урале. На территории области ранее был известен в окрестностях г. Троицка (Иванина, 1981; сбор М. Д. Спиридонова, LE), у с. Боровое в Брединском р-не и с. Бородиновка в Варненском р-не (сборы Л. В. Рязановой в гербарии ЧГПУ). Для окрестностей с. Кизильское указывался С. И. Коржинским (Korzhinsky, 1898) по его собственным сборам (по-видимому, не сохранившимся). Очевидно, к этому виду относится также его указание на произрастание алтайского *P. lasiostachys* Bunge в окрестностях г. Оренбурга (Korzhinsky, 1898).

**Veronica dillenii* Crantz. Кизильский р-н, в 5 км к западу от с. Обручевка, на южном склоне горы Разборной, в каменистой степи, 31 V 2002. Юго-западноазиатско-европейский вид, ранее не приводившийся для области. Однако в гербарии ЧГПУ нами обнаружен экземпляр этого вида, ошибочно определенный как *V. arvensis* L.: «Нагайбакский р-н, Джабык-Карагайский бор, Парижское лесничество, гранитные обнажения в местах выветренных наносов, 2 VII 1985, Л. В. Рязанова». Ближайшие местонахождения *V. dillenii* расположены в южных районах Республики Башкортостан, где этот вид был найден лишь недавно (Мулдашев, Галеева, 1998).

Orobanche cumana Wallr. Варненский р-н, в 3 км к северу от с. Новопокровка, южный берег оз. Соленое, солончак, 17 IX 2000. Довольно редкий на территории области степной вид. Отмечался нами также в Брединском р-не по р. Синташты. В северной части степной зоны Южного Урала этот вид всегда паразитирует на полынях из подрода *Seriphidium* (Bess.) Peterm. и связан с естественными галофитными фитоценозами; форма, паразитирующая на культурных растениях, по-видимому, здесь отсутствует. В южных районах Оренбургской обл. в последние годы М. С. Князевым была обнаружена заразиха из этой группы родства, паразитирующая на других сложноцветных (в частности, на *Sonchus arvensis* L.) и обладающая некоторыми габитуальными отличиями от формы, паразитирующей на *Artemi-*

sia subgen. *Seriphidium*. Возможно, она более близка к *O. cernua* Loefl. s. str. (Князев, личное сообщение).

**Galium densiflorum* Ledeb. Саткинский р-н, гора Большой Нургуш (1406 м над ур. м.), южный склон, подгольцовый пояс, каменистый луг (участки луговой растительности, чередующиеся с курумниками), 30 VII 2002. Первая находка сибирского криофильно-степного и высокогорного вида на территории области и на Южном Урале в целом. Ранее в пределах Уральской горной страны он был известен только на Полярном Урале (Игошина, 1966). Несомненно, обнаруженное местонахождение имеет реликтовый характер, а данный вид пополняет список примеров флористических связей между высокогорьями Южного Урала и Алтая.

Patrinia sibirica (L.) Juss. Верхнеуральский р-н, в 6 км к юго-западу от с. Петропавловка, на северо-восточной окраине Карагайского бора, близ вершины сопки. 444 м над ур. м., у дома отдыха, 7 VIII 2002. Петрофитно-степной реликтовый вид южносибирского происхождения, на Южном Урале распространен главным образом в полосе горной лесостепи восточного склона, а также в высокогорьях. На территории Челябинской обл. известен также в высокогорьях хребтов Уреньга и Нургуш, на скалах по р. Сим, в горных степях Ильменского заповедника и верховий р. Миасс. Приводимое местонахождение — наиболее южное на территории области.

Cirsium × affine Tausch. Саткинский р-н, верхняя часть западного склона хр. Уреньга близ северной окраины урочища «Немецкие степи», 29 VII 2002. Редкий межвидовой гибрид. На территории области отмечался в окрестностях г. Златоуста (Korzhinsky, 1898).

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen. Территория, подчиненная г. Златоусту, на обочине шоссе Челябинск—Уфа, около 1 км к востоку от моста через р. Ай, 3 IX 2000; на обочине шоссе Челябинск—Уфа (140 км), близ вершины перевала через хр. Уреньга по восточному склону, 5 IX 2000. Адвентивный вид североамериканского происхождения, интенсивно расселяющийся в степной зоне Южного Урала (в том числе на юге Челябинской обл.). Приводимые местонахождения — первые находки его в лесной зоне центральной горной части Южного Урала. Натурализация его в этом районе едва ли возможна, так как из-за малой продолжительности вегетационного периода он не успевает дать вызревшие семена.

**Galatella × crinitoides* Novopokr. Брединский р-н, около 1 км к юго-западу от пос. Синий Шихан, между высотой 406 м над ур. м. и водоемом, в типчаково-тырсовой степи, 9 IX 2002; там же, 8 км к северу от пос. Бреды, южный склон горы Каракольской, типчаково-тырсовая степь, 10 IX 2002. Межвидовой гибрид (*G. angustissima* (Tausch) Novopokr. × *G. biflora* (L.) Nees), регулярно, но нечасто встречающийся в местах совместного произрастания родительских видов по всей степной зоне Южного Урала. Для области ранее не приводился, но просмотр экземпляров, собранных Д. А. Моисеевым в музее-заповеднике «Аркаим» (на границе Кизильского и Брединского районов), показал, что среди них имеются образцы *G. × crinitoides*, определенные как *G. tatarica* (Less.) Novopokr.; таким образом, в опубликованном списке видов заповедника (Моисеев, 1998) *G. tatarica* подлежит замене на *G. × crinitoides*. По-видимому, и остальные указания *G. tatarica* для Челябинской обл. (в частности: Крылов, 1949) относятся к *G. × crinitoides*, так как северная граница ареала *G. tatarica* проходит южнее, по территории Оренбургской обл. *G. × crinitoides*, несмотря на значительное внешнее сходство с *G. tatarica*, легко отличается наличием хотя бы немногих язычковых цветков и бóльшим числом цветков в корзинках, а также имеет иную ценотическую приуроченность, так как связан с ценозами дерновинно-злаковых степей в отличие от галофильного *G. tatarica*.

**Jurinea ledebourii* Bunge. Кизильский р-н, в 3 км к югу от с. Кизильское, выходы известняков на склоне коренного правого берега р. Урал, в щебнистой степи, 15 V 2000 и 30 V 2002; там же, правобережье р. Урал, напротив д. Ильинка, каменистая степь над известняковыми скалами, 11 VII 2002. Первые находки восточноевропейского петрофитно-степного вида на территории области. Очевидно, это наиболее восточные местонахождения вида.

**Onopordum acanthium* L. Брединский р-н, пос. Бреды, у моста через р. Синташта близ центра поселка, на обочине дороги, 10 IX 2002. Сорный вид степной зоны на северном пределе распространения, ранее не приводившийся для области.

**Pulicaria vulgaris* Gaertn. Брединский р-н, в 1 км к юго-западу от пос. Синий Шихан, берег водоема, 9 IX 2002. Степной вид на северном пределе распространения, впервые приводимый для области.

Благодарности

Полевые исследования 2002 г. выполнялись при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49161).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Варлыгина Т. И., Денисова Л. В., Камелин Р. В. и др. Список семенных растений для Красной книги Российской Федерации (проект) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 119—128.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала / Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Вып. 48. Свердловск, 1966. 272 с.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала / Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Вып. 66. Свердловск, 1969. 286 с.

Грубов В. И. Сем. *Caryophyllaceae* Juss. — Гвоздичные // Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л., 1966. С. 191—206.

Гусев С. Д. Флористические заметки // Изв. Биол. НИИ и биол. станции при Перм. гос. ун-те. 1933. Т. 8. Вып. 6—8. С. 253—257.

Дорогостайская Е. В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Тр. Ильменск. гос. заповед. им. В. И. Ленина. Свердловск, 1961. Вып. 8. С. 9—50.

Иванина Л. И. Род Мытник — *Pedicularis* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 288—300.

Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135—223.

Камелин Р. В. Род Лапчатка — *Potentilla* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 394—452.

Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. II. Виды родства *Oxytropis ambigua* // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 126—134.

Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. *Vicia multicaulis* s. l. (*Fabaceae*) на Урале // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 84—90.

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений / Под ред. Е. В. Кучерова, А. А. Мулдашева, А. Х. Галеевой. Уфа, 2001. 280 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Крашенинников И. М. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника. 1937. № 4. С. 16—45.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Вып. 1. С. 1—138 +XXIV.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1949. Вып. 11. С. 2629—3070 + XXIV.

Куликов П. В. Флористические находки на Южном Урале (Челябинская область) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 137—145.

Куликов П. В. Новые данные о флоре Челябинской области // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 127—133.

Куликов П. В. Новые флористические находки на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 68—71.

Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 204 с.

Кучеров И. Б., Милевская С. Н., Науменко Н. И., Сенников А. Н. О богатстве локальной флоры заповедника «Кивач» и пределах широтного распространения видов в Заонежской Карелии // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 119—150.

Моисеев Д. А. Аннотированный список высших растений музея-заповедника «Аркаим» и его окрестностей. Челябинск, 1998. 71 с.

Мулдашев А. А. Редкие растения высокогорий Южного Урала // Редкие виды растений Южного Урала, их охрана и использование. Уфа, 1985. С. 49—57.

Мулдашев А. А. Флористические находки в Башкортостане (Россия) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 120—129.

Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Критический обзор семейства норичниковых (*Scrophulariaceae*) Башкирии // Вопросы рационального использования и охраны растений в Республике Башкортостан. Уфа, 1998. С. 144—155.

Науменко Н. И., Волков Д. Б. Определитель сосудистых растений Южного Зауралья. 2. Цветковые. Класс однодольные: *Alismatidae*, *Aridae* (*Typhaceae* — *Hydrocharitaceae*, *Araceae* — *Lemnaceae*). Курган, 2001. 87 с.

Науменко Н. И., Иваненко Ю. А. Определитель сосудистых растений Южного Зауралья. 1. Плауны, хвощи, папоротники и голосеменные. Курган, 1999. 87 с.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Пономарев А. Н., Камелин Р. В., Демьянова Е. И. Конспект флоры Троицкого лесостепного заповедника. Пермь, 1983. 76 с. (Рукопись деп. в ВИНИТИ, № 5987-83 деп.).

Рябинина З. Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург, 1998. 164 с.

Рязанова Л. В., Козлова А. Я., Волкова З. А., Шумакова Е. В. Вопросы биологии и охраны редких видов местной флоры: Учебное пособие. Челябинск, 1998. 164 с.

Сюзев П. В. Конспект флоры Урала в пределах Пермской губернии // Мат. к познанию фауны и флоры Российск. империи. Отд. бот. М., 1912. Вып. 7. С. 1—206.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шелль Ю. К. Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний. Цветковые растения // Тр. Общ. естествоисп. при Имп. Казанск. унив. 1883. Т. 12. Вып. 4. С. 1—299.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 108 с.

Шурова Е. А. К флоре горы Иремель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 62—75.

Шурова Е. А. Сем. *Caryophyllaceae* Juss. — Гвоздичные // Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. *Onocleaceae—Fumariaceae* М., 1988. С. 259—282.

Korzhinsky S. Tentamen Florae Rossiae Orientalis, id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis, atque Simbirsk // Зап. Имп. Акад. наук. Физ.-мат. отд. Сер. 8. 1898. Т. 7. Вып. 1. С. 1—566.

SUMMARY

Information on the records of 55 species of vascular plants new and rare to the Southern Urals (Chelyabinsk Region) and 3 interspecific hybrids is given. The data supplement knowledge on the distribution and range limits of some rare species in the Southern Urals. 22 species and 2 hybrids are for the first time recorded for the region, including 5 species and 1 hybrid new to the Southern Urals on the whole.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 582.751.2

© **М. С. Новоселова**

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ РОДА *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) ВОСТОЧНОЙ АЗИИ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (LE)

M. S. NOVOSELOVA. TYPE SPECIMENS OF THE GENUS *GERANIUM* (*GERANIACEAE*) TAXA FROM THE EAST ASIA KEPT IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: novosel@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 03.06.2003

Приведены типовые экземпляры 13 таксонов рода *Geranium* (*Geraniaceae*), описанных с территории Китая, Японии и п-ова Корея; выбрано 4 лектотипа.

Ключевые слова. *Geranium*, Китай, п-ов Корея, Япония, типификация.

Настоящая статья является результатом исследования типовых материалов рода *Geranium* L. (*Geraniaceae*) из Китая, Японии и п-ова Корея, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) (БИН РАН). Данные изложены в следующем порядке: номенклатурная цитата типифицируемого названия, принятое в настоящее время название (дано в скобках), указание категории типа, количества листов (если их больше одного) и крупного региона сбора типового образца, текст этикетки типового образца (в кавычках), сведения о местонахождении типовых материалов данного таксона в других гербариях, цитата locus classicus из протолога, примечания.

1. *Geranium eriostemon* Fisch. ex DC. β *orientale* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 464 (= *G. gorbizense* Aedo et Muñoz Garm. 1997, Kew Bull. 52, 3 : 725; = *G. erianthum* DC. fide Новоселова, 1999, Бот. журн. 84, 5 : 129).

Lectotypus et isolectotypus (Новоселова, 1999): российский Дальний Восток, «Mandzhuria austro-orientalis, St. Olga, declivitas in 1300′ alti, solo lapidoso, frequens, 9/21 VI 1860, [fl. et fr. immat.], Maximowicz» (LE).

Syntypus: Япония, о-в Хонсю, «Japonia, Nippon, Niko, ad rivulos ad alpices lutera in rupibus, 1864, [alab. et fl.], Tschonoski» (LE).

По протологу: «...circa portum S-tae Olgae, med. VI, fl. c. fr. immat.; Japonia: Nippon, ad rupes secus rivulos in alpe Niko (Tschonoski), prov. Senano (Tanaka, fide Franchet)...» и еще 5 синтипов с территории российского Дальнего Востока.

Примечание. Экземпляр, собранный в Японии, относится к *G. platyanthum* Duthie (= *G. eriostemon* Fisch. ex DC., non *G. eriostemum* Poiret), а экземпляры, собранные на территории российского Дальнего Востока, — к *G. erianthum* DC.

Лектотип, изолектотип и часть синтипов хранятся в LE в секторе Сибири и Дальнего Востока.

2. *G. koreanum* Kom., 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 433.

Lectotypus (Новоселова, hoc loco): п-ов Корея, «Korea septentrionalis, provincia Pen-nian, districtum Kenge, subdist. Chu-czan, flumen Amnok-gan — Jalu-dsian, долина Андори, растения лесные, 21 VIII 1897, [fl. et fr.], V. L. Komarov» (LE).

Syntypus: п-ов Корея, «Корея, дубовый лес на спуске перевала Чашин-ган к берегу Ялу, 2 IX 1897, [fr.], Комаров» (LE).

По протологу: «Crescit in silvis montium secus fluvii Jalu-dsian decursum medium. Legi: 1) 21 VIII 1897. Ad trajectum Andori; Koreae septentr. provincia Kenge. distr. Chu-czan. 2) 2 IX 1897. In valle fl. Jaludsian ad trajectum Czaschin-gan; provincia Kenge, distr. Czaschin (Czesong)».

3. *G. melanandrum* Franch., 1889, Pl. Delav. : 112 (= *G. refractum* Edgew. et Hook. f. fide Yeo, 1992, Edinb. Journ. Bot. 49, 2 : 163).

Lectotypus (Новоселова, hoc loco): Юго-Западный Китай, «Plantes de Chine (Province du Yun-nan), Yen-tze-hay, 19 VII 1887, [alab. et fl.], M. l'Abbe Delavay» (LE).

Syntypi: P, K (Yeo, 1992), MA!

По протологу: «Yun-nan, in monte Fang-yang-tchang, supra Mo-so-yn, 14 oct. 1887 (Delavay); ad collum Yen-tze-hay, 19 jul. 1887 (id.)».

4. *G. pinetorum* Hand-Mazz., 1933, Symb. Sin. 7, 3 : 619.

Isotypus: Юго-Западный Китай, «Prov. Yunnan, prope urbem Yungbei, in regionis calide temperatae et temperatae declivibus pinetorum inter vic. Dschaoping et Boloti. substr. arenaceo, alt. s. m. ca. 2700—3000 m, 30 VI 1914, [alab. et fl.], N 3353 (diar. N 635), Dr. Heinr. Frh. v. Handel-Mazzetti» (LE).

Holotypus: W, isotypus: E (Yeo, 1992).

По протологу: «Y.: Föhrenwaldhänge der wtp. und tp. St. zwischen Dschaoping und Boloti n von Yungbei, Sandstein, 2700—3000 m, 30 VI 1914 (3353)».

5. *G. platypetalum* Franch., 1889, Pl. Delav.: 111 (= *G. sinense* R. Knuth fide Yeo. 1992, Edinb. Journ. Bot. 49, 2 : 167; L. R. Xu et Ch. Ch. Huang, 1998, in Fl. Reip. Pop. Sin. 43, 1 : 39).

Isotypus: Юго-Западный Китай, «Plantes de Chine (Province du Yun-nan), in monte Fang-yang-tchang, [fr. immat.], M. l'Abbe Delavay» (LE).

Holotypus: P (Yeo, 1992).

По протологу: «Yun-nan, in pascuis montis Fang-yang-tchang, supra Mo-so-yn: fl. fr. 5 sept. 1887 (Delavay)».

6. *G. pylzowianum* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 466.

Lectotypus et isolectotypus (Новоселова, hoc loco): Китай, Цинхай, «China occidentalis, terra Tangutorum, prov. Kansu, jugum N. a fl. Tetung, in vallibus rivulorum in humo frequens et gregarium, 22 VI / 4 VII 1872, [fl. et fr. immat.], N 131. N. M. Przewalski» (LE).

По протологу: «China occidentalis: prov. Kansu, in vallibus rivulorum alpium secus fl. Tetung (Przewalski)».

Примечание. На листе лектотипа имеется карандашный рисунок деталей строения цветка, выполненный К. И. Максимовичем.

7. *G. sieboldii* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 458.

Lectotypus (Бобров, 1949): российский Дальний Восток, «Mandzhuria austr. litoralis, Hun-tschun, VII 1861, [fl.], Fr. Schmidt» (LE).

Syntypi: Япония, о-в Кюсю, «Japonia, in H. Motoske, 11 VI, [fl.], v. Siebold» (LE); о-в Хонсю, «Japonia, Geranium Dai fûro sô, [fl.], legit v. S. [Siebold]» (LE).

По протологу: «Japonia (hb. Siebold s. nom. jap. Dai fûro sô): pratis circa Yokohama non rarum, floret a VII in autumnum, Nagasaki, in horto bot. jap. Motoski (Siebold, VI, fl. incip). Mandzhuria: ad fl. Tumen Koreae finitimum, prope oppidum Hun-tschun, VII, fl. incip. (F. Schmidt)...»; процитировано, кроме того, 2 синтипа с территории российского Дальнего Востока.

Примечание. Синтип с о-ва Кюсю принадлежит к виду *G. yesoënse* Franch. et Sav., а экземпляр с о-ва Хонсю — к *G. krameri* Franch. et Sav.

Этикетка второго синтипа с территории Японии не совпадает с протологом, но мы все же полагаем, что процитирован был именно этот образец, поскольку он обозначен К. И. Максимовичем как *G. sieboldii* Maxim., собран Зибольдом в Японии и имеет пометку с японским названием растения, процитированным в протологе.

Лектотип и часть синтипов хранятся в LE в секторе Сибири и Дальнего Востока.

8. *G. soboliferum* Kom., 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 18, 3 : 433.

Lectotypus (Цыренова, 1985): п-ов Корея, «Сев. Корея, округ Капсана, влажный луг на седловине хребта над Омеганом на Хёчхенгане, притоке р. Ялу, 3 VIII 1897, [fl. et fr. immat.], В. Л. Комаров» (LE).

Syntypus (2): Северо-Восточный Китай, «Mandzhuria, provincia Kirinensis, долина Шиту-лин в хр. Эльльта-алинь на пути из Нингуты в Омосо, 16 VII 1896, [fl. et veg.], V. L. Komarov» (LE).

Syntypus: Северо-Восточный Китай, «Mandzhuria, provincia et districtum Kirinensis, долина Лабахо, притока Сунгари, окрестности городка Чаухо, кочки болотистого луга, 21 VIII 1896, [fl. et fr. immat.], V. L. Komarov» (LE).

По протологу: «Habitat in paludibus herbosis Manzhuriae nec non Koreae septentr. Legi: 1) 16 VII 1896 et 27 VII 1896. Inter Ninguta et Omoso, Manshuriae. 2) 21 VIII 1896. Tiao-cho in districtu urbis Kirin Manzhuriae. 3) 3 VIII 1897. Omegan in valle fl. Che-czchen-gan fluvium Jalu-dsian influentis, Koreae septentr. district. Kapsan. 4) 18 VII 1897. In valle fluvii Jalu-dsian decursum supremo contra Se-san-po ad ripam dextram (Manzhuria)».

9. *G. strigellum* R. Knuth, 1923, Feddes Repert. 19 : 230.

(= *G. franchetii* R. Knuth fide Yeo, 1992, Edinb. Journ. Bot. 49, 2 : 146).

Syntypus: Центральный Китай, «W. China, Changyang, fls red, [alab. et fl.], N 666, E. H. Wilson» (LE).

Holotypus: B (утрачен во время войны) (Yeo, 1992).

Lectotypus (Yeo, 1992): «S Wushan, VI 1901, N 666 (5700), Wilson» (W), isolectotypus (K) (Yeo, 1992).

По протологу: «China, Provinz West-Hupeh: Chang-yang (Wilson N 666 [5700] sub *G. vlassoviano* — Typus in herb. Berol.)».

10. *G. strigosum* Franch. var. *hispidissimum* Franch., 1889, Pl. Delav.: 113 (= *G. hispidissimum* (Franch.) R. Knuth fide Yeo, 1992, Edinb. Journ. Bot. 49, 2 : 199; L. R. Xu et Ch. Ch. Huang, 1998, in Fl. Reip. Pop. Sin. 43, 1 : 47).

Isotypus: Юго-Западный Китай, «Plantes de Chine (Province du Yun-nan), col du Hee-chan-men, [alab. et fl.], M. l'Abbe Delavay» (LE).

Holotypus: P, isotypus: K (Yeo, 1992).

По протологу: «Yun-nan, ad collum montis Hee-chan-men, 15 jul. 1887 (Delavay)».

11. *G. tripartitum* R. Knuth, 1912, in Engler, Pflanzenr. 53 : 191.

Lectotypus (Новоселова, hoc loco): п-ов Корея (о-в Чеджудо), «Quelpaert, in sylvis, Hallaisan, 800 m, rarum, 17 VIII 1908, [fl.], N 603, Taquet» (LE).

По протологу: «Korea: Hallaisan, 800—1000 m; an Wegen, in Gebuschen und Waldern (Faurie a. 1907 n. 1759!, a. 1907 n. 1762!, Taquet a. 1908 n. 603!, a. 1908 n. 682!)».

12. *G. wilfordi* Maxim., 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26 : 453.

Lectotypus (Цыренова, 1985): российский Дальний Восток, «Mandzhuriae. Bai Victoria, Port May, ziemlich haufig in Gebüschen und Laubwäldern, 19 VIII 1860, [fl. et fr.], Maximowicz» (LE).

Syntypi (2): Япония, о-в Кюсю, «Japonia, Nagasaki, Simabara, 8/20 IX 1863, [fl. et fr.], N 2247, Maximowicz» (LE).

По протологу: «Mandzhuria orientali littorali: inter 44 et 45° (Wilford) et australi: in fruticetis et ad margines silvarum circa Wladiwostok, sat frequens, fine Augusti fl. frf., nec non ad Amur australem, montibus Bureicis, 3 stadia supra Jekaterino-Nikolskaja, silvis frondosis non rarum, ultimo Julio fl. incip. Japoniae insula Kiusiu, prov. Simabara, fine Septembris fl. c. fr. nond. mat.».

Примечание. В протологе не процитирован образец, которому полностью соответствовала бы этикетка лектотипа. Изучение старых географических карт позволило установить, что название «Bai Victoria» соответствует современному «залив Петра Великого». В протологе указано лишь одно географически близкое местонахождение: «in fruticetis et ad margines silvarum circa Wladiwostok, sat frequens, fine Augusti fl. frf.» (г. Владивосток находится на побережье залива Петра Великого), а указанные при нем местообитание, время сбора и фенофаза совпадают с таковыми на этикетке лектотипа.

Экземпляры из Японии, процитированные К. И. Максимовичем в протологе, принадлежат к другому виду — *G. tripartitum* R. Knuth.

Лектотип и 2 синтипа хранятся в LE в секторе Сибири и Дальнего Востока.

13. *G. yunnanense* Franch., 1889, Pl. Delav.: 114.

Isotypi (2): Юго-Западный Китай, «Plantes de Chine (Province du Yun-nan). Tsang-chan, [fl. et fr. immat.], N 2647, M. l'Abbe Delavay».

Holotypus: P, isotypi: BM, E, K (Yeo, 1992), MA!

По протологу: «Yun-nan, ad montis Tsang-chan cacumina, alt. 4000 m. 19 aug. 1887 (Delavay, N 2647)».

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 99-04-49761 и 02-04-48479). Автору также приятно выразить свою искреннюю благодарность Фонду содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Род герань — *Geranium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 14. С. 2—62.

Новоселова М. С. Семейство *Geraniaceae* во флоре российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 127—135.

Цыренова Д. Ю. Род *Geranium* (*Geraniaceae*) во флоре советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1636—1644.

Yeo P. F. A revision of *Geranium* L. in North-West China // Edinb. J. Bot. 1992. Vol. 49. N 2. P. 123—211.

Xu L. R., Huang Ch. Ch. Geranium L. // Flora reipublicae popularis Sinicae. [Beijing], 1998. Vol. 43. N 1. P. 22—83.

SUMMARY

Type specimens of 13 taxa of the genus *Geranium* (*Geraniaceae*) described from China, Japan and Korea are cited. In 4 cases lectotypes are chosen.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Г. А. Фирсов

ПАМЯТИ НИКОЛАЯ ЕВГЕНЬЕВИЧА БУЛЫГИНА (12 VIII 1924—22 V 2002)

G.A. FIRSOV. IN MEMORIAM: NIKOLAY EVGENJEVICH BULYGIN (12 VIII 1924—22 V 2002)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gennady firsov@mail.ru

Поступила 13.05.2003

22 мая 2002 г. не стало известного ученого Николая Евгеньевича Булыгина, вся трудовая деятельность которого была связана с С.-Петербургом и прежде всего с Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академией (ЛТА).

«Н. Е. Булыгин родился в 1924 г. Окончил Ленинградскую лесотехническую академию и работает профессором кафедры ботаники и дендрологии, куратор арборетума академии; дендролог, эколог и фенолог, автор 195 научных работ, в том числе двух вузовских учебников дендрологии и 17 монографий по проблемам биологии, экологии, интродукции древесных растений, дендромелиорации урбанизированной среды, дендро- и лесной фенологии, фенологического прогнозирования». Разбирая архивы, папки и бумаги после кончины Николая Евгеньевича Булыгина, любезно переданные мне Р. В. Булыгиной, среди черновиков рукописей я наткнулся на эту запись, сделанную моей рукой несколько лет назад под диктовку Н. Е., когда для одной из совместных публикаций нужно было представить сведения об авторах.

В 1953 г. Н. Е. окончил факультет озеленения городов и населенных мест ЛТА и уже на следующий год был приглашен преподавать дендрологию на кафедре ботаники и дендрологии. Здесь он прошел все ступени от ассистента до профессора и в течение 13 лет заведовал кафедрой. В 1965 г. Н. Е. защитил кандидатскую диссертацию на тему «Динамика формирования цветочных зачатков у древесных растений в Ленинграде».

Научным руководителем был Сергей Яковлевич Соколов, всемирно известный ученый-дендролог. За 11 лет работы над диссертацией Н. Е. изучил морфологию цветоносных побегов 62 видов, включая также случаи аномалии в их структуре. На основании детальных исследований он определил периоды формирования зачаточных цветочных органов многих древесных видов. Были изучены периоды заложения цветков, приуроченность образования зачаточных соцветий к фазам вегетации, характерные особенности ритмики формирования у видов, выявленных автором 4 групп, связь между сроками образования зачаточных цветков и временем их цветения.

Уже в своей диссертации Н. Е., основываясь на программе С. Я. Соколова, стал разрабатывать и применять собственную усовершенствованную программу фено-

наблюдений и методы диагностики фенофаз, которые в дальнейшем и развивал в своих работах. Это были методы не только обычной классической, но и микрофенологии.

Уже тогда по многим изученным видам древесных растений были получены новые материалы. В практическом отношении результаты исследования Н. Е. нашли применение при разработке методов долгосрочного прогноза урожая плодов и семян у древесных растений, при подборе ассортимента для зеленого строительства, установлении сроков заготовки плодов и семян. Это исследование явилось основой для дальнейшей научной деятельности Н. Е.

Н. Е. внес большой вклад в подготовку кадров по озеленению городов населенных мест, для лесного, лесопаркового и других областей народного хозяйства. Его учениками были многие студенты и аспиранты. Я знал Николая Евгеньевича с первого года обучения на лесохозяйственном факультете, когда он был у нас заместителем декана. Его любили студенты. Он мог помочь в трудную минуту, дать хороший жизненный совет. Выпускники академии и сейчас вспоминают лекции по дендрологии, которые так интересно читал Николай Евгеньевич; вспоминаются экскурсии по дендросаду, сбор гербария и летняя учебная практика, когда он мог увлеченно и долго рассказывать о каждом дереве.

Н. Е. широко известен многочисленными публикациями в области фенологии. Он является автором ряда пособий, в которых изложена методика наблюдений за сезонными изменениями.

Его данные могут служить основой для фенологического и дендрологического районирования территории, а также планирования сроков агротехнических мероприятий, в частности весенних посадочных работ. Он провел большую работу по сравнению сроков наступления фенофаз в Ленинграде, других городах и многих феностационарах России и СССР. Исследование подтвердило перспективность древесных растений российского Дальнего Востока для интродукции на Северо-Запад России. Н. Е. кропотливо выписывал в Географическом обществе феноматериалы и анализировал сходство и различие феноданных по разным регионам России и СССР, разным сезонам, городам и пунктам наблюдений. Он детально изучал географическую изменчивость времен года на европейской территории СССР. Н. Е. разработал «территориально-феноиндикационную систему» Ладого-Ильменского флористического района, под которой он понимал биологически, географически и математически строго аргументированный календарь. Исследования позволили автору увязать такую традиционную науку, как фенология, с проблемами общей биологии, поднять тем самым ее на принципиально новый, более высокий уровень.

В конце 1960-х—начале 1970-х годов вышли в свет работы (в соавторстве с З. Н. Довгулевич) об использовании методов математической статистики при обработке материалов фенонаблюдений, о фенолого-статистическом методе прогноза сроков зацветания, созревания плодов и семян, о закономерностях погодичного распределения фенодат. В 1974 г. появилась статья об обработке «вековых» фенологических рядов, накопленных на Кайгородовском фенологическом опорном пункте, каким является Ботанический сад ЛТА. Исследования Н. Е. показали уникальность феностационара ЛТА. По соотношению сезонов года в окрестностях Петербурга других подобных стационаров на Северо-Западе России нет.

Н. Е. в течение нескольких лет был директором Ботанического сада ЛТА. Его деятельность позволила обогатить дендрофлору ленинградских садов и парков почти на 150 видов-интродуцентов местной репродукции. Н. Е. активно занимался внедрением экзотов в озеленение города, сам определял лабораторную всхожесть и энергию прорастания семян у многих видов. Дендрологическим богатствам Ботанического сада ЛТА Н. Е. уделял внимание на протяжении всей своей жизни. На эту тему им опубликован ряд статей, в том числе на английском, немецком и финском языках. Он подготовил отдельный список всех публикаций о Ботаническом саде ЛТА. Н. Е. периодически составлял и уточнял сводные показатели коллекционных фондов, составил перспективный обогащенный состав дендрофлоры парка ЛТА, в который включены наиболее декоративные садовые формы, а также группы древесных растений целевого назначения: изучаемые по курсам дендрологии и декоративной дендрологии, рекомендуемые для озеленения на Северо-Западе России, для формирования загородных ландшафтов и создания лесных культур рекреационного назначения, редкие и исчезающие виды «красных книг» СССР и РСФСР. Н. Е. определил возраст наиболее старых экземпляров деревьев и кустарников, погибших в парке и арборетуме ЛТА в XX в., выявил наиболее старые живые биотипы, представляющие особую научную и историческую ценность, культивировавшиеся еще с первой половины XIX—начала XX в. В конечном счете были обобщены итоги 150-летнего биоклиматического мониторинга в парке и арборетуме ЛТА в сочетании с результатами дендро-интродукционного мониторинга и оценкой состояния парковых урбанофитоценозов и отдельных видов. Н. Е. выступал за необходимость параллельных испытаний древесных экзотов в разных интродукционных пунктах, что важно для решения вопросов о перспективности тех или иных таксонов как для городов, так и для загородных зон. Для этого нужна сеть арборетумов, и сам Н. Е. способствовал ее расширению, был инициатором закладки ряда арборетумов в Ленинградской обл. Н. Е. разрабатывал рекомендации по развитию питомнического хозяйства на Северо-Западе России.

Остается только удивляться работоспособности и энтузиазму этого исследователя в проведении фенологических наблюдений. Сохранилась ведомость учета желудей дуба черешчатого в 1972 г. с подсчетом числа желудей в 1 м^2 кроны (обследовано 550 деревьев в ЛТА, БИН, Всеволожске, Петергофе, Стрельне и Сестрорецке).

Н. Е. занимался вопросами не только научной, но и народной фенологии, подчеркивая разницу между этими понятиями. Н. Е. заботливо выписывал народные приметы, прогнозы и проверял их. Н. Е. публиковал фенологические заметки и выступал по радио.

В середине—конце 1970-х годов Н. Е. опубликовал результаты оригинальных исследований (совместно со своим учеником А. А. Коротаевым) по динамике сезонного развития корневых систем, о цикличности в вековых фенологических рядах, по ассортименту рекомендуемых деревьев и кустарников для озеленения, об особенностях дендрофлоры городов Северо-Западного региона, о роли фенологических календарей в организации рационального природопользования. Разработанный им фенолого-статистический метод прогноза динамики формирования репродуктивных органов оказался наиболее надежным из всех применявшихся до сих пор. Установленные им корреляционные связи не являются узко региональными, что открывает возможности применения этого метода в индикационной фенологии, в частности в фитофенологическом районировании и картографии. В те же годы была начата большая работа по изучению городской дендрофлоры. Более чем в 20 городах европейской территории СССР под его руководством проведено дендрофлористическое обследование зеленых насаждений с установлением видового и формового состава интродуцентов и аборигенных видов, их жизненных форм и групп роста состояния, зимостойкости, степени распространения в озеленении, для каждого района разработан более оптимальный ассортимент.

Очень плодотворно Н. Е. работал в 1980-х годах. Вышел в свет сборник под его редакцией «Моделирование и прогнозирование в индикационной фенологии», имеющий важное значение для развития теоретической и практической фенологии. В 1982 г. Н. Е. впервые ввел в научную терминологию понятие биоклиматической цикличности (БКЦ) и в дальнейшем успешно развивал это направление науки. Под этим он понимал цикличность реакции древесных растений на короткопериодные колебания климата с учетом возрастной изменчивости самой этой реакции. Он стал выполнять интересные исследования по дендромелиорации трасс линий электропередачи высокого и сверхвысокого напряжения с целью обеспечения их экологической безопасности. Вместе с В. Н. Комаровой и Г. А. Фирсовым подведены основные результаты и намечены перспективы дальнейшей интродукции хвойных на Северо-Западе России. За несколько десятилетий Н. Е. накопил бесценные данные, которые он частично успел обработать, о реакции древесных растений как на обычные, «нормальные» зимы, так и на метеоаномалии. Только в 1983/84 учебном году прочитано 8 докладов в Географическом обществе СССР, на съезде ВБО, в Ленэнерго, Сельхозинституте, Институте повышения квалификации учителей. В это же время продолжалась работа над научным докладом для защиты докторской диссертации по совокупности опубликованных работ на тему «Биологические основы дендрофеноиндикации и прогнозирования». К сожалению, этот доклад не состоялся. В это же время в помощь производству разработаны инструкции по проведению фенологических наблюдений в системе метеостанций Гидрометслужбы СССР, предложен перспективный ассортимент для обогащения парка ЛТА с целью включения в план развития по линии лесоустройства, разработаны рекомендации по культуре тополей в Ленинграде и ассортимент для озеленения города.

В своей педагогической деятельности Н. Е. читал оригинальные лекции по дендрологии и фенологии.

В 1985 г. (2-е издание в 1991 г.) издан учебник «Дендрология» для высших учебных заведений. В соответствии с учебной программой были рассмотрены основы биологии и экологии древесных растений; даны понятия о дендрохронологии, дендрофеноиндикации и фенопрогнозировании; приведены основные виды лесов СССР и виды для полезащитного разведения и озеленения городов; отмечены характерные особенности дендрофлоры природных зон СССР; учтены изменения в систематике и номенклатуре; отражены достижения в области эволюционной биоморфологии, теории акклиматизации и практики интродукции. 3-е, переработанное и значительно расширенное издание в соавторстве с В. Т. Ярмишко опубликовано в 2000 г. Этот последний учебник содержит важную информацию для студентов — будущих инженеров лесного и лесопаркового хозяйства, лесничих и ландшафтных архитекторов, сотрудников заповедников и ботанических садов, обучающихся по специальности «Лесное и лесопарковое хозяйство».

Кроме преподавательской и научно-методической Николай Евгеньевич вел активную научно-исследовательскую работу. Основываясь на дате начала роста побегов, продолжительности их роста и продолжительности периода вегетации, Н. Е. разработал интегральный показатель, названный им «коэффициентом фенологической адаптации». С учетом среднемноголетних температурных показателей вегетирования, Н. Е. предложил «фенологический показатель теплолюбия». Он занимался вопросами инвентаризации садов и парков города и области, определением их таксономического состава и дендрологической ценности. В начале 1990-х годов проводилась работа над новым каталогом арборетума ЛТА, разработан паспорт древесного интродуцента открытого грунта Ботанического сада СПбЛТА, определялись декоративная долговечность, степень влияния техногенного загрязнения воздуха на сохранность и санитарное состояние растений. Впервые проведено изучение видового состава эпифитных лишайников, распространенных в парке и арборетуме ЛТА.

В течение многих лет Н. Е. являлся председателем Центральной фенологической комиссии Русского географического общества. Он избирался много раз в руководящие органы Русского ботанического общества. В 2001 г. Н. Е. зарегистрирован в федеральном реестре экспертов научно-технической сферы. В архивах остался ряд неоконченных статей и монографий, а также рукопись книги «От весны до весны».

Литература о Н. Е. Булыгине

Катаев О. А., Вавилов С. В., Редько Г. И. Лесохозяйственный факультет // Изв. С.-Петербургской лесотехнической академии. СПб., 1993. С. 33—79.

Ярмишко В. Т. Николай Евгеньевич Булыгин. К 75-летию со дня рождения // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 134—140.

Благодарности

Выражаю благодарность Р. В. Булыгиной за просмотр рукописи, ценные советы и замечания.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 580 : 006.3 (571.54)

© **М. Г. Буинова**

БУРЯТСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ РБО В 2000—2002 ГГ.

M.G. BUINOVA. THE BURYAT BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY IN 2000—2002

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Поступила 18.04.2003

На январь 2002 г. в составе Бурятского отделения РБО числятся 32 члена. Отделение работает на базе Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (ИОЭБ СО РАН).

В истекшем году членами отделения стали 6 человек: аспиранты, сотрудники ИОЭБ СО РАН и преподаватели Бурятской сельскохозяйственной академии, Бурятского государственного университета и Государственного природного заповедника «Джергинский». За 2000—2002 гг. из рядов Бурятского отделения РБО выбыли 3 человека.

В течение 2000—2002 гг. было проведено 22 заседания. Они проходят согласно плану, намечаемому на текущий год.

На заседаниях в 2000 г. было заслушано 5 докладов. Доклад **Н. В. Паррай (Екимовой)** «Эколого-биологические особенности *Amygdalus pedunculata* Pallas в условиях Западного Забайкалья» вызвал большой интерес у присутствующих, было много вопросов и доброжелательных замечаний.

Т. Г. Бойков (председатель БО РБО, руководитель гранта по изданию Красной книги Республики Бурятии) представил на обсуждение списки сосудистых растений, мохообразных, лишайников и грибов, рекомендуемых для включения во 2-е издание «Красной книги Республики Бурятии». Кроме сотрудников лаборатории ИОЭБ СО РАН для подготовки к изданию Красной книги привлечены сотрудники из СИФИБРа СО РАН, ЦСБС СО РАН, Иркутского государственного ун-та.

С докладом по итогам своих исследований «К истории вопроса о выделении перистепного высотно-поясного комплекса в лесном поясе гор Южной Сибири» выступил **Л. В. Кривобоков**. В работе описаны растительные сообщества экотонной полосы от степей Баргузинской котловины к горно-таежным лесам западного макросклона Икатского хребта, построена классификация растительности переходного и базовых высотно-поясных комплексов (далее ВПК) с использованием метода Браун-Бланке, выявлена экологическая обусловленность высших синтаксономических единиц, проведен анализ ценофлор и выявлена степень флористической самостоятельности экотонного пояса (перистепного ВПК). Экотонный ВПК представлен 2 классами лесной растительности: Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae и Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae. Растительность первого класса занимает ведущее положение в предгорьях Икатского хребта и отражает изменение мезоэкологических условий по мере возрастания высотных факторов. Анализ ценофлор показал, что парциальная флора перистепного ВПК не является смесью степных (класс Cleistogenetea squarrosae) и горно-таежных (класс Vaccinio-Piceetea) видов, а имеет свое «флористическое лицо». Доклад вызвал большой интерес, было много вопросов, при обсуждении доклад получил высокую оценку.

Е. В. Алексеева в докладе «Эколого-биологические особенности астрагала сходного в связи с интродукцией» показала особенности биологии, экологии астрагала сходного и возможности его интродукции как перспективного лекарственного растения.

В. В. Бизюкин в докладе «Леса Бурятии» рассказал, что Бурятия богата лесами, но они варварски вырубаются, искусственно устраиваются пожары для личного использования списанного горелого леса. Стоимость горелого леса ничтожна, порою он даже достается бесплатно. Для борьбы с подобными пожарами в настоящее время вышло постановление, по которому горелый лес не будет списываться, а стоимость его останется на уровне целого леса.

Заслушаны отчеты **М. Г. Буиновой** и **Н. К. Бадмаевой** о научной командировке в Японию, Нагано, на 43-й симпозиум IAVS: «Глобальные и локальные перспективы науки о растительности: поиск новых парадигм на XXI век», проходивший с 21 по 28 июля 2000 г.

На апрельском заседании 2001 г. было заслушано 2 доклада: 1-й — **Д. Я. Тубановой** по теме кандидатской диссертации «Листостебельные мхи Государственного природного заповедника „Джергинский" (Северо-Восточное Прибайкалье)». Автор представила результаты изучения флоры листостебельных мхов Северо-Восточного Прибайкалья на модельной территории Джергинского заповедника. Впервые проведена инвентаризация флоры листостебельных мхов этой территории, составлен аннотированный список, включающий 229 видов и 9 разновидностей мхов, относящихся к 35 семействам и 105 родам. Выявлены редкие для России мхи — 4 вида и 1 разновидность. Из них *Tortula leavipila* var. *watcheri* приводится впервые для территории Сибири и второй раз для России. *Seligeria tristichoides* — второй раз для Сибири. На основе всестороннего анализа выявлены особенности флоры мхов. Доклад был выслушан с большим интересом и при обсуждении получил высокую оценку. Собрание пожелало Д. Я. Тубановой успешной защиты диссертации.

2-й доклад — **М. С. Мункуевой** — «Таксономический состав и распространение в Бурятии представителей рода *Aconitum* L.». На территории Бурятии специального изучения этого рода не проводилось. Предварительная оценка таксономического разнообразия рода во флоре Бурятии показывает, что род здесь представлен 15 видами (57.7 % видового разнообразия рода во флоре Сибири): *A. ambiguum* Reichenb., *A. baicalense* Turcz. ex Rapaics, *A. barbatum* Pers., *A. chasmanthum* Stapf, *A. czekanovskyi* Steinb., *A. glandulosum* Rapaics, *A. kusnezoffii* Reichenb., *A. leucostomum* Worosch., *A. macrorhynchum* Turcz. ex Ledeb., *A. paskoi* Worosch., *A. popovii* Steinb. et Sipliv., *A. rubicundum* Fischer, *A. septentrionale* Koelle, *A. turczaninovii* Worosch., *A. volubile* Pallas ex Koelle. В результате работы выяснилось, что система дикорастущих видов рода *Aconitum* во флоре Бурятии включает в себя 4 подсекции из 2 типично мезофитных секций: *Napellus* DC. с 11 видами (73.3 % от числа видов рода во флоре Бурятии) и *Lycoctonum* DC. с 4 видами (26.7 %). Для территории Бурятии четкого географического обособления не отмечено, так как виды разных секций имеют перекрывающиеся ареалы. Доклад вызвал большую дискуссию, было много спорных вопросов и работа получила достойную оценку с пожеланием дальнейших успехов.

Отдельное заседание было посвящено обсуждению кандидатской диссертации **Т. К. Ткачук** (Забайкальское отделение РБО) «Экология и структура ценопопуляций *Lespedeza juncea* Pers. (*Fabaceae*) в Восточном Забайкалье». Доклад вызвал оживленную дискуссию, было много спорных вопросов, замечаний и мнений. Работа получила хорошую оценку с пожеланием успешной защиты.

На одном из заседаний отделения обсуждалась кандидатская диссертация **И. А. Лукиной** (Иркутское отделение РБО) «Вегетативные возобновления у степных и лугостепных травянистых поликарпиков Байкальской Сибири», вызвавшая большой интерес и оживленную дискуссию, было много вопросов и при обсуждении работа получила высокую оценку с рекомендацией представления кандидатской диссертации.

На заседании, посвященном работе над вторым изданием «Красной книги», выступил **Т. Г. Бойков** с уточненными списками растений для второго издания. Докладчик предложил включить во второе издание «Красной книги Республики Бурятии» 156 видов сосудистых растений, 36 видов моховидных, 34 лишайника и 24 таксона грибов, нуждающихся в охране. Если в «Красную книгу Бурятской АССР» (1988) были внесены 133 вида сосудистых растений и 6 видов лишайников, из которых 32 вида находилось в государственной охране, то новый список следует рассматривать как тревожный факт: Бурятия занимает значительную площадь у Байкала — региона, являющегося Участком мирового наследия с особым режимом использования природных экосистем. В то же время из «Красной книги» исключено 15 видов благополучных, в основном декоративных, встречающихся довольно широко.

На октябрьском заседании заслушаны отчеты: 1) **К. И. Осипова** о командировке в г. Хабаровск на конференцию в ДальНИИ лесного хозяйства, где он выступил с докладом о лесах Бурятии, лесных и нелесных ресурсах (грибы и ягоды); 2) **Н. К. Бадмаевой** о научной командировке с 29 июня по 11 июля 2001 г. в Германию (Ганноверский университет) для участия в работе семинара по инженерной биологии, где она выступила с докладом «Развитие эрозии почв в Бурятии, растения-закрепители почв». Ей была оказана финансовая поддержка женским комитетом Ганноверского университета; 3) **Д. Я. Тубановой**, принявшей участие в работе 44-го симпозиума IAVS (Мюнхен) при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» и оргкомитета IAVS. Ее доклад был посвящен экологии и биологии эндемичного вида *Vicia tsydenii*, пионерного обитателя песчаных барханов юга Бурятии.

На одном из заседаний был заслушан отчет **С. Э. Будаевой** об участии в работе конференции Международного года гор в августе 2002 г. в г. Новосибирске (ЦСБС СО РАН), где она выступила с докладом «Лишайники лесных экосистем хребтов Морской, Черная Грива восточного побережья оз. Байкал» (проект РФФИ 2001—2003).

В 2002 г. на июльском заседании отделения была представлена на обсуждение диссертация **О. Д. Никифоровой** «Род *Myosotis*: систематика, морфология, филогения» на соискание ученой степени доктора биологических наук. В докладе обсуждались вопросы таксономического положения рода *Myosotis* в сем. *Boraginaceae*, возможность применения в систематике рода морфологических признаков вегетативных и генеративных органов, а также палиноморфологических характеристик, показаны основные этапы генезиса рода *Myosotis* и его секций, изученного с применением флорогенетического метода М. Г. Попова. Доклад был выслушан с большим интересом и вызвал оживленную дискуссию среди членов отделения. Работа получила хорошую оценку.

На ноябрьском заседании отделения обсуждалась интересная работа молодого сотрудника Лаборатории флористики и геоботаники **А. В. Суткина** «Таксономический состав флоры г. Улан-Удэ». Докладчик в своем выступлении показал, что в составе флоры сосудистых растений г. Улан-Удэ выявлено 560 видов и подвидов растений, относящихся к 301 роду и 85 семействам, из которых 498 являются апофитами, а 62 — адвентивными видами. Наибольшее значение на современном этапе в сложении поясно-зональной структуры флоры г. Улан-Удэ имеют степной и лесной комплексы, а также незональные группы; последняя закономерность в целом характерна для городских флор. Преобладающая часть видов флоры города имеет ареалы, выходящие за пределы Азии, что указывает как на особенности исторического развития флоры на территории всей Байкальской Сибири, так и на унификацию ее в условиях городской среды. Среди азиатских видов выделяются таксоны южно-сибирского ареала. В экологическом спектре флоры преобладает группа эумезофитов, что говорит о господстве на территории города в прошлом лесных ландшафтов. Сопряженный эколого-географический анализ показал, что среди мезофитных групп повышено участие широкоареальных видов, тогда как среди ксерофитных групп преобладают виды, ареал которых ограничен территорией Азии. Это связано как с историческим процессом развития флоры на территории всей Байкальской Сибири, так и с большей устойчивостью в городской среде видов ксерофитной природы по сравнению с мезофитами. Аналогичные соотношения отмечаются и для других городов и называются ксерофитизацией городской флоры по сравнению с флорами близлежащих территорий.

В С.-Петербурге на совместном заседании секции анатомии и морфологии растений и секции экологической физиологии растений РБО в ноябре 2002 г. с докладом «Содержание пигментов в листьях растений галофильных экосистем» выступила **М. Г. Буинова**. В докладе приведен материал по содержанию хлорофилла а и б в листьях облигатных и факультативных галофитов, произрастающих на почвах с различной степенью засоленности (оз. Соленое в Загустайской котловине): 1) гипергалофильное сообщество на увлажненных почвах (у самой кромки воды озера) с доминантом *Salicornia europaea* L.; 2) гипергалофильное сообщество на лугово-болотных солончаках (болото); 3) гипергалофильное сообщество на пересыхающих почвах с доминантом *Nitraria sibirica*; 4) галофильные сообщества с доминантами *Achnatherum splendens* и *Leymus chinensis*; 5) растения зонального окружения — разнотравно-осоковая степная растительность северного склона увала. Анализ данных показал, что наименьшим содержанием хлорофилла отличаются облигатные галофиты на мокрых и пересыхающих и лугово-болотных солончаках. У факультативных галофитов содержание хлорофилла выше по сравнению с облигатными. Растения гипергалофильных сообществ отличаются низким содержанием хлорофилла по сравнению с видами галофильных сообществ и зонального окружения. Большим разнообразием в содержании хлорофилла характеризуются степные растения, и содержание их меньше, чем у растений галофильных сообществ. Было много вопросов и критических замечаний с пожеланием дальнейших исследований.

В течение 2000—2002 гг. членами БО РБО опубликованы в местных издательствах монографии: 1) *Холбоева С. А., Намзалов Б. Б.* Степи Тункинской котловины (юго-западное Прибайкалье), Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2000. 96 с.; 2) *Балдаева Р. А., Бардонова Л. К., Намзалов Б. Б.* Уникальный ельник в долине р. Хилок. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2001. 56 с.; 3) *Куликов Г. Г.* Фитоценозы. Факторы экосистем, альбом растений Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во БСХА, 2000. 95 с.; 4) *Балдаева Р. А., Намзалов Б. Б.* Род овсяница (*Festuca* L.) в Байкальской Сибири. Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2002. 5.8 п. л.

В 2000—2001 гг. члены Бурятского отделения РБО проводили большую работу при поддержке Глобального Экологического фонда по программе «Местные инициативы»:

1) создан «Сад эндемов» на берегу Байкала вблизи пос. Горячинск (руководитель гранта д. б. н., проф. **Намзалов Б. Б.**, БГУ);

2) проведены исследования по теме «Абрикос сибирский — уникальный и реликтовый вид Забайкалья» (руководитель гранта к. б. н., доцент **Холбоева С. А.**, БГУ);

3) проведены исследования по теме «Уникальный ельник в долине р. Хилок» (руководитель гранта к. б. н. **Балдаева Р. А.**, БГУ);

4) организован ботанический заказник «Миндальная роща» (руководитель гранта к. б. н. **Швецова Н. Е.**, ИОЭБ СО РАН);

5) издана «Красная книга Республики Бурятия» (руководитель гранта к. с-х. н., с. н. с. **Бойков Т. Г.**, ИОЭБ СО РАН);

6) проведены лекции и практические занятия по экологическому образованию учащихся школы с. Усть-Киран Кяхтинского р-на (руководитель гранта к. б. н. **Тубанова Д. Я.**, ИОЭБ СО РАН);

7) создано 2 памятника природы «Реликтовая роща ильма японского» в селах Татаурово и Мостовка Прибайкальского р-на (руководитель гранта к. б. н. **Сэкулич И. Р.**, ИОЭБ СО РАН);

8) проведены лекции и практические занятия по экологическому образованию в школах сел Татаурово и Мостовка Прибайкальского р-на (руководитель гранта **Сэкулич И. Р.**, ИОЭБ СО РАН);

9) проведена работа по проекту «Информационное обеспечение сохранения разнообразия растительного мира Байкальского региона (Республика Бурятия)» (грант Глобального Экологического Фонда, руководитель гранта к. б. н., с. н. с. **Аненхонов О. А.**). Целью проекта было широкое информирование населения региона о современном состоянии разнообразия растительного мира Республики Бурятия, которая охватывает бóльшую часть Прибайкалья. Поставленная цель предполагала охват всех возможных источников информирования населения о растительном мире Бурятии. Для достижения этой цели коллективом сотрудников Лаборатории флористики и геоботаники ИОЭБ СО РАН была проведена следующая работа: 1) издан «Определитель растений Бурятии». Ответственный редактор издания **О. А. Аненхонов**. Уставлено, что флора Бурятии представлена 2161 видом и подвидом сосудистых растений, относящимися к 591 роду и 131 семейству. Определитель издан в октябре 2001 г., имеет объем в 42 п. л. (672 стр.) и распространен в средние и высшие учебные заведения, природоохранные организации, заинтересованные ведомства Бурятии; 2) создана компьютерная база данных о флоре сосудистых растений Байкальского региона, содержащая информацию о почти 2 тыс. видов и подвидов растений Бурятии — их зонально-поясной приуроченности, районах распространения, экологии, полезных свойствах, категориях редкости для охраняемых видов по классификации МСОП (автор **О. А. Аненхонов**). База данных снабжена также полями для обозначения присутствия видов в заповедниках и национальных парках Бурятии, характеристики морфологии и изображений растений. Эти поля предполагается заполнить в ходе дальнейшей работы над базой данных; 3) **Н. К. Бадмаевой** при участии сотрудников лаборатории создан сайт в Интернете (http: //flora-bur.narod.ru.). На сайте приводится информация о растительном мире Байкальского региона, даны иллюстрации представителей флоры и ряда растительных сообществ Бурятии; 4) сотрудниками лаборатории подготовлен цикл научно-популярных статей в республиканской прессе о растительном покрове Байкальско-

го региона и проблемах его сохранения, которые были опубликованы в местных газетах «Бурятия», «Буряад Унэн», «Моя газета»; 5) создан цикл видеофильмов **М. Г. Буиновой** (3 видеофильма по 15 мин), посвященных растительному миру Байкальского региона, проблемам его сохранения: «Удивительное разнообразие растительного мира Байкальской Сибири», «Редкие растения Бурятии», «Что имеем — не жалеем». Эти фильмы транслировались на канале Бурятской государственной телерадиовещательной компании.

При поддержке Российского фонда фундаментальных исследований «Байкал и РФФИ (экспедиция)» проведены исследования по теме: 1) «Разнообразие, состав и популяционная организация уникального растительного покрова Байкальской Сибири: структура и динамика популяций, аспекты генезиса» (руководитель гранта **Бойков Т. Г.**, ИОЭБ СО РАН); 2) проведены исследования разнообразия лишайников и мхов в экосистеме восточного побережья оз. Байкал (руководитель гранта к. б. н., с. н. с. **Будаева С. Э.**, ИОЭБ СО РАН).

При поддержке Министерства образования РФ проведена конференция «Структура и функционирование экосистем Байкальского региона» (руководитель гранта д. б. н., профессор **Намзалов Б. Б.**, БГУ).

При поддержке гранта ФЦП «Интеграция» выполнена тема «Определение показателей водного режима и содержание хлорофилла в листьях яблони-полукультурки» (руководитель гранта д. б. н., профессор **Намзалов Б. Б.**, аспирант **Баханова М. В.**, БГУ).

К ст. С. И. Генкала и др., с. 433

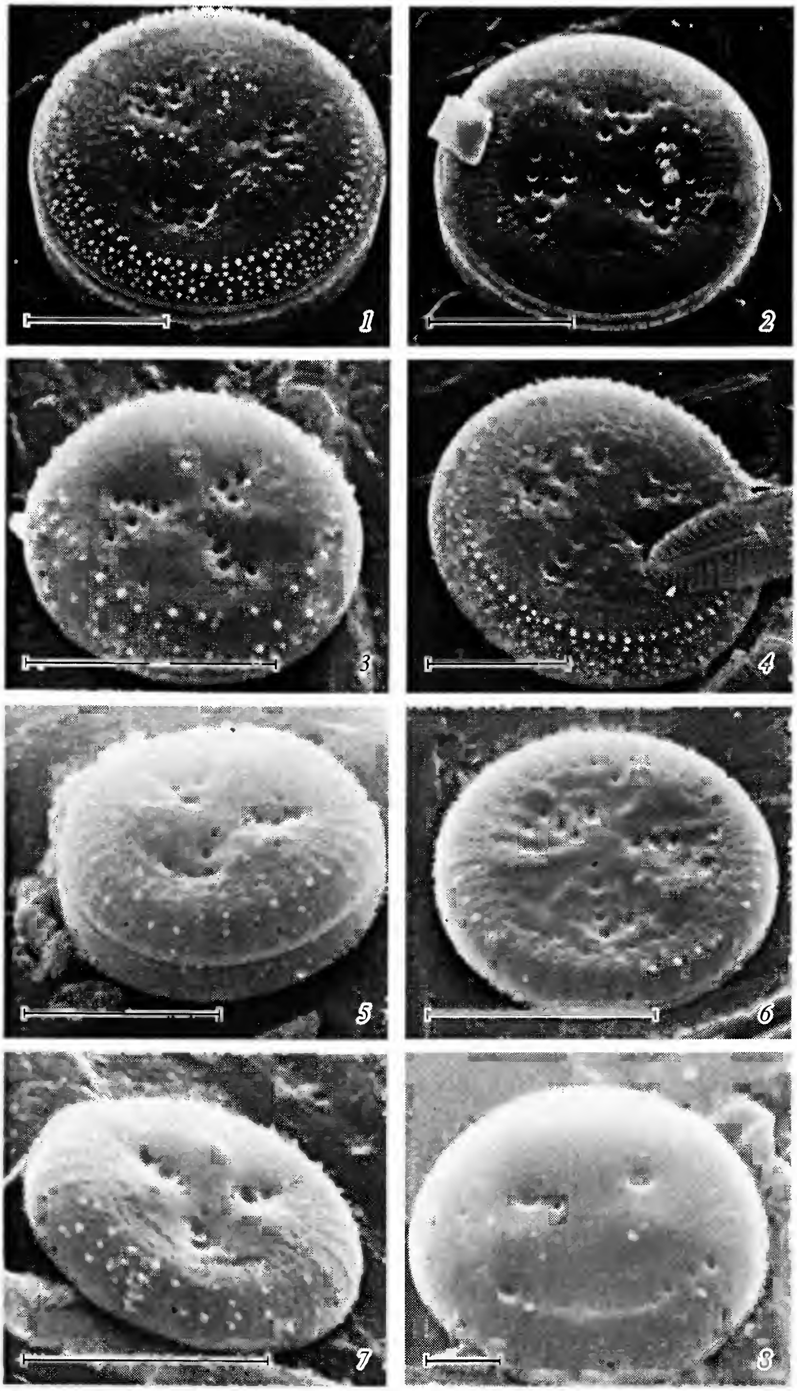


Таблица I. *Cyclotella tripartita* (СЭМ).

Вариации наружной поверхности створок. Масштабные линейки, мкм: *1—7* — 5, *8* — 1.

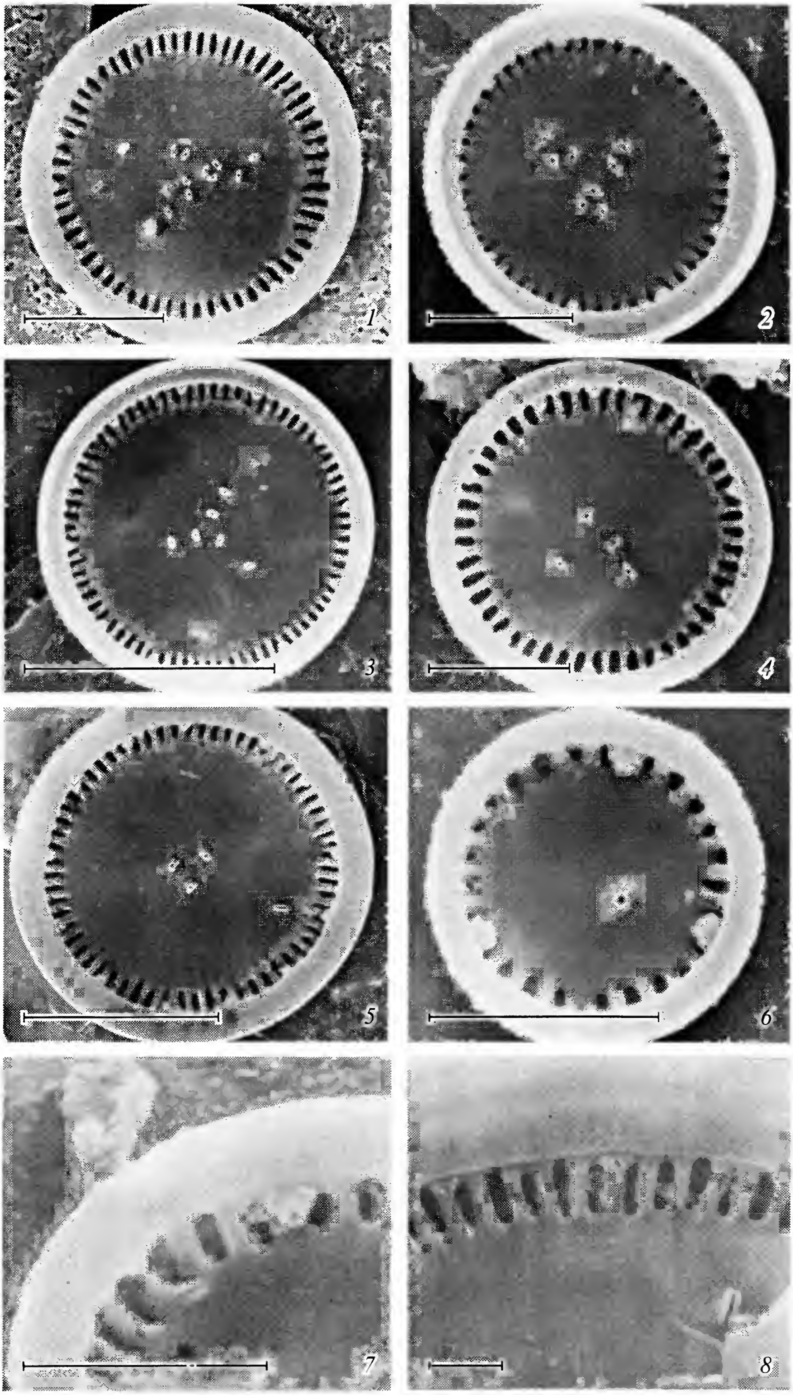


Таблица II. *Cyclotella tripartita* (СЭМ).

вариации внутренней поверхности створок; *7, 8* — двугубый и краевые выросты с внутренней поверхности створки. Масштабные линейки, мкм: *1—5* — 5, *6—8* — 1.

К ст. О. А. Сорокопудовой, с. 466

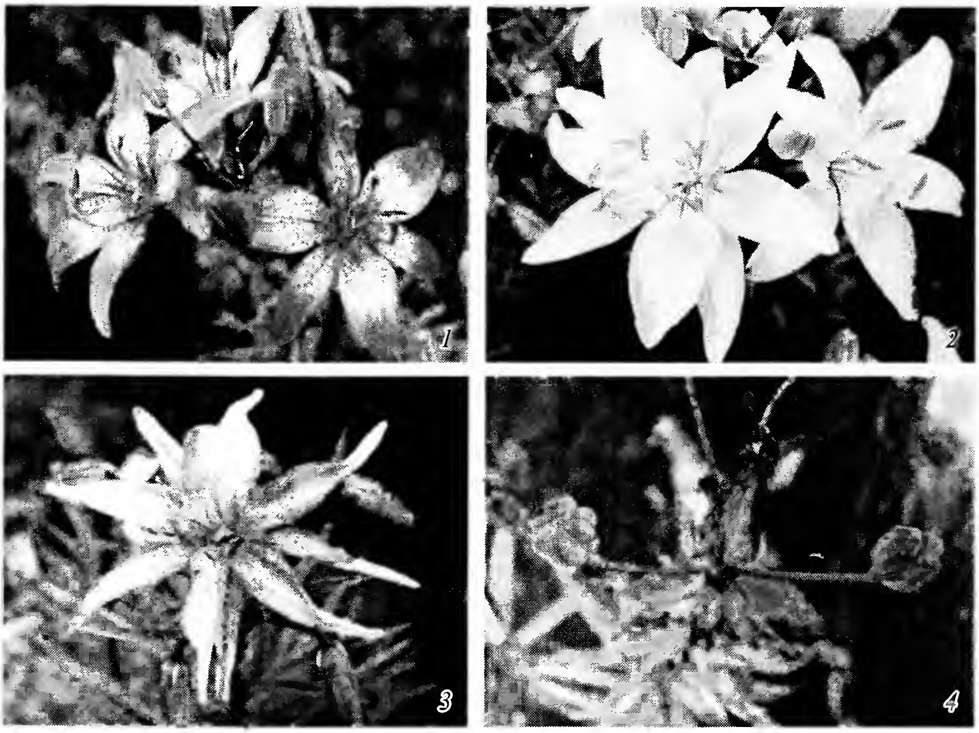


Таблица I. Аномалии в строении цветков и плодов у некоторых сортов лилий.

1—3 — махровые цветки у растений сортов «Виринея» (*1*), «Connecticut King» (*2*) и «Розовая дымка» (*3*); *4* — 4- и 2-гнездные плоды у растений сорта «Малинка».

К с. 467

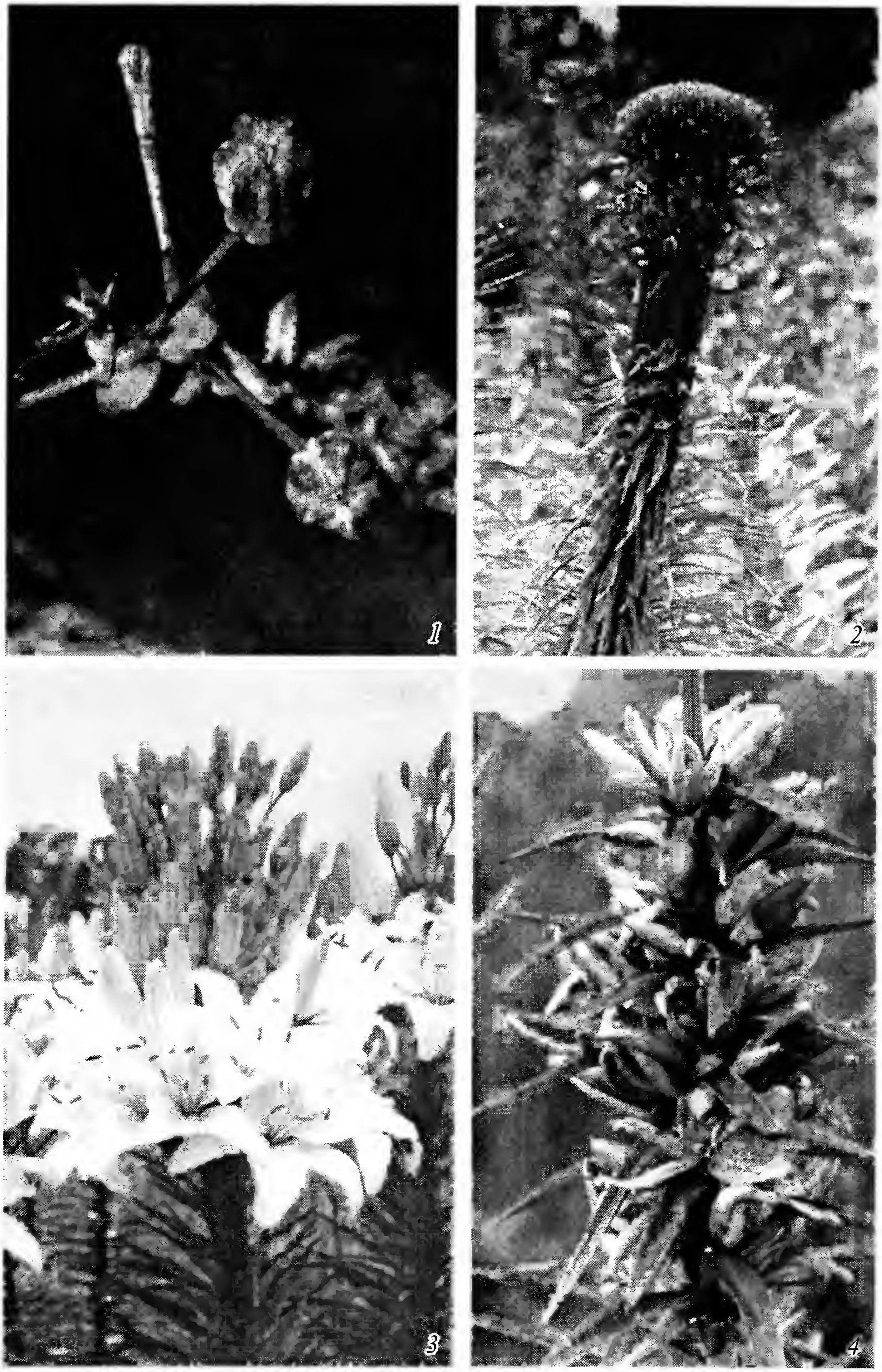


Таблица II. Аномалии в строении цветков, плодов и стебля у некоторых видов и сортов лилий.
— 4-гнездные плоды у растений сорта «Ирония»; *2, 3* — линейные фасциации стебля у растений *Lilium davidii* (
и сорта «Весга» (*3*); *4* — формирование цветков в бульбах растений сорта «Розовая фантазия».

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 3)

Page

Shamrov I. I. Structural differentiation of the ovule in flowering plants: chalaza, funiculus, obturator . . . 337
Komulaynen S. F. Phytoperiphyton in the rivers of Karelia . . . 354
Budantsev L. Yu. On paleontological history of the dendroflora in the North-Eastern Asia 371
Yurtsev B. A. Comparative floristics in Russia: the contribution of A. I. Tolmachev's school 385
Kamelin R. V. The geography and the phytocoenology of *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* (*Rosaceae*) . . . 400

COMMUNICATIONS

Genkal S. I., Lupikina E. G., Lepskaya E. V. *Cyclotella tripartita* (*Bacillariophyta*) from lakes of Kamchatka and the Eastern Baikal region . . . 426
Belyaeva P. G. Phytoperiphyton in the foothill Sylva River (The Kama River basin) . . . 435
Velisevich S. N., Petrova E. A. Relation of the age of coming into sexual reproduction to the growth dynamics of *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) . . . 449
Godin V. N. Flower morphology of *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) in the context of sex differentiation . . . 457
Sorokopudova O. A. Teratic variability in *Lilium* species and varieties (*Liliaceae*) . . . 464
Golubev V. N. Winter flowering of plants of the Crimean Southern Coast . . . 466
Melnik V. I. Populations of *Erythronium dens-canis* (*Liliaceae*) in lowland forests of Ukraine . . . 470
Adzinba Z. I., Chitanava S. M. Some peculiarities of the flora of Khvamli massif (Western Transcaucasia) . . . 476

FLORISTIC RECORDS

Beresutsky M. A., Skvortsova I. V., Sukhorukov A. P. Adventive species new to Lipetsk, Tambov and Saratov Regions, and their distribution in the Middle Russia . . . 484
Baranova O. G. Flowering plant species new to Udmurtia . . . 491
Kulikov P. V. Floristic records from the Southern Urals (Chelyabinsk Region) . . . 493

COLLECTIONS

Novoselova M. S. Type specimens of the genus *Geranium* (*Geraniaceae*) taxa from the East Asia kept in the Herbarium of Komarov Botanical Institute (LE) . . . 505

OBITUARIES

Firsov G. A. In memoriam: Nikolay Evgenjevich Bulygin (12 VIII 1924—22 V 2002) 509

IN THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Buinova M. G. The Buryat Branch of the Russian Botanical Society in 2000—2002 . . . 514

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 3)

Стр.

Шамров И. И. Структурная дифференциация семязачатка цветковых растений: халаза, фуникулус, обтуратор 337
Комулайнен С. Ф. Фитоперифитон рек Республики Карелия 354
Буданцев Л. Ю. К палеонтологической истории дендрофлоры на северо-востоке Азии 371
Юрцев Б. А. Сравнительная флористика в России: вклад школы А. И. Толмачева . 385
Камелин Р. В. География и фитоценология *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* (*Rosaceae*) 400

СООБЩЕНИЯ

Генкал С. И., Лупикина Е. Г., Лепская Е. В. *Cyclotella tripartita* (*Bacillariophyta*) из озер Камчатки и Забайкалья 426
Беляева П. Г. Фитоперифитон предгорной реки Сылва (бассейн Камы) 435
Велисевич С. Н., Петрова Е. А. Зависимость возраста вступления в репродуктивную фазу от интенсивности роста *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) 449
Годин В. Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в связи с половой дифференциацией 457
Сорокопудова О. А. Тератологические уклонения у видов и сортов *Lilium* (*Liliaceae*) 464
Голубев В. Н. Зимнее цветение растений на Южном берегу Крыма 466
Мельник В. И. Популяции *Erythronium dens-canis* (*Liliaceae*) в равнинных лесах Украины 470
Адзинба З. И., Читанава С. М. Некоторые особенности флоры горного массива Хвамли (Западное Закавказье) 476

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Березуцкий М. А., Скворцова И. В., Сухоруков А. П. Новые адвентивные виды в Липецкой, Тамбовской и Саратовской областях и их распространение на территории Средней России 484
Баранова О. Г. Новые для Удмуртии виды цветковых растений 491
Куликов П. В. Флористические находки на Южном Урале (Челябинская область) 493

КОЛЛЕКЦИИ

Новоселова М. С. Типовые образцы таксонов рода *Geranium* (*Geraniaceae*) Восточной Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) 505

ПОТЕРИ НАУКИ

Фирсов Г. А. Памяти Николая Евгеньевича Булыгина (12 VIII 1924—22 V 2002) . . 509

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

Буинова М. Г. Бурятское отделение РБО в 2000—2002 гг. 514

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 3. 337—520.